1233.

ACTA HORTI BERGIANI. TOM. IX

MEDDELANDEN

FRÅN

KUNGL. SVENSKA VETENSKAPSAKADEMIENS TRÄDGÅRD BERGIELUND

UTGIVNA AV

BERGIANSKA STIFTELSEN

REDIGERADE AV

ROB. E. FRIES
PROFESSOR BERGIANUS

MED 13 TAVLOR OCH 71 TEXTFIGURER

Nachlaß von Prof. N. Malta

UPPSALA 1929
ALMQVIST & WIKSELLS BOKTRYCKERI-A.-B.

INNEHÅLL:

N:o 1. H. DAHLSTEDT. Über einige orientalische Taraxacum-Arten. Mit 1 Tafel und 15 Bildern im Text. Gedruckt 12. Juli 1926.

N:o 2. ERNST ALMQUIST. Zur Artbildung in der freien Natur. Mit 6 Bildern im Text. Gedruckt 27. Juli 1926.

N:o 3. ROB. E. FRIES und ERIK SÖDERBERG. Drei neue, im Bergianischen Garten gezogene afrikanische Arten. Mit 2 Tafeln und 2 Bildern im Text. Gedruckt 30. März 1927.

N:o 4. O. LANGLET und E. SÖDERBERG. Über die Chromosomenzahlen einiger Nymphaeaceen. Mit 5 Figuren im Text. Gedruckt 30. November 1927.

N:o 5. O. HEILBORN. Taxonomical and embryological notes on Carica. With 3 figures in the text. Published 15th March 1928.

N:o 6. ROB. E. FRIES. Zur Kenntnis der Compositen des tropischen Ostafrika. Mit 10 Tafeln. Gedruckt 12. April 1928.

N:o 7. GÖSTA EDMAN. Zur Entwicklungsgeschichte der Gattung Oxyria Hill, nebst zytologischen, embryologischen und systematischen Bemerkungen über einige andere Polygonaceen. Mit 38 Bildern im Text. Gedruckt 24. April 1929.

N:o 8. H. BURSTRÖM. Zytologische Studien innerhalb der Gattung Eremurus. Mit 2 Figuren im Text. Gedruckt 18. Juni 1929.

1. Über einige orientalische Taraxacum-Arten.

Von

H. DAHLSTEDT.

Mit 1 Tafel und 15 Bildern im Text.

Während seiner Reise zwecks botanischer Studien nach Griechenland im Jahre 1921 sammelte Herr Professor G. SAMUELSSON daselbst einige interessante *Taraxacum*-Sippen wie auch reife Früchte ein, die im folgenden Jahre im botanischen Garten zu Upsala ausgesät wurden.

Die aus den Samen gezogenen Pflanzen wurden von ihm einer eingehenden Untersuchung unterworfen, und er hatte, bevor er mir das während seiner Reise und das im botanischen Garten zu Upsala eingesammelte Material nebst seinen Aufzeichnungen zwecks Bearbeitung überliess, folgende Arten unterscheiden können und zwar: *T. Apollinis* Dahlst., *græcum* Dahlst., *delphicum* Dahlst., *calocephalum* Hand.-Mzztti, emend. Dahlst., *poliochlorum* Dahlst., *parnassicum* Dahlst. und *gracilens* Dahlst.

Diese wurden weiterhin in den Jahren 1923—1925 sowohl im botanischen Garten zu Upsala, als auch im Bergianischen botanischen Garten in Stockholm gezüchtet, wodurch ich gute Gelegenheit hatte, sie eingehender zu untersuchen.

Während dieser Zeit haben sie sich alle samenbeständig erhalten. Sie sind in diesen Gärten fortlaufend kultiviert worden. Um eine erweiterte Kenntnis der hierher hörenden Arten und der Verbreitung derselben zu erlangen, war es mir sehr erwünscht, auch etwas reichlicheres Material, als mir aus dem hiesigen Museum zu Gebote stand, zu sehen. Durch Vermittelung des Herrn Prof. Dr. G. SAMUELSSON wurden mir gefälligst von folgenden Museen Sammlungen zur Verfügung gestellt, nämlich:

(B) Aus dem Herbar des bot. Gartens in Berlin (Prof. Dr. L. DIELS).
(H) » » » Haussknecht in Weimar.
(L) » » » des bot. Museums in Lund (Prof. Dr. SV. MURBECK).
(St) » » » der bot. Abteilung des Naturhist. Reichsmuseums in Stockholm (Prof. Dr. G. SAMUELSSON).
(U) » » » des bot. Museums in Upsala (Prof. Dr. O. JUEL).

(W) Aus dem Herbar des naturhist. Museums Wien (Hofrat Dr. K. KEISSLER).
(WU) » » » des bot. Inst. der Universität Wien (Prof. Dr. R. WETTSTEIN).

Die oben erwähnten Arten verteilen sich auf zwei Gruppen: *Scariosa* Hand.-Mzztti, emend. Dahlst. und *Erythrocarpa* Hand.-Mzztti, emend. Dahlst. Zur ersteren Gruppe gehören *T. Apollinis* Dahlst., *græcum* Dahlst. und *delphicum* Dahlst., zur letzteren *T. calocephalum* Hand.-Mzztti, emend. Dahlst., *poliochlorum* Dahlst., *parnassicum* Dahlst. und *gracilens* Dahlst.

Ausser diesen Arten sind einige andere in den mir zu Gebote stehenden Herbarien ausgeschieden worden. Von zwei Arten, *T. hellenicum* Dahlst. und *aleppicum* Dahlst., wurde von G. SAMUELSSON Herbarien-Material von seiner Reise mitgebracht. Eine Art, *T. lobulatum* Bornm. & Dahlst., die zu keiner der oben erwähnten Gruppen gehört, wurde von mir vor mehreren Jahren im hiesigen botanischen Garten gezüchtet, und ich habe sie aus diesem Grunde hier mit behandelt.

Zufolge meiner mehrjährigen Untersuchungen in der Natur in Verbindung mit eingehenden Kulturversuchen sehe ich mich berechtigt, behaupten zu können, dass es innerhalb dieser Gattung eine grosse Zahl von selbständigen, in der Natur begründeten und konstanten Sippen gibt, und ich bin demnach der Ansicht, das diese von viel grösserer Bedeutung für die Systematik sein dürften, als die bisher meist sehr kollektiv aufgefassten Arten.

Von diesem Standpunkt aus halte ich es für das geeignetste, die Systematik nur auf diese s. g. Kleinarten zu gründen, denn nur dadurch wird es meines Erachtens möglich sein, von den verwandtschaftlichen Beziehungen innerhalb der Gattung ein klareres Bild zu gewinnen und eine schärfere Begrenzung der Gruppen und der einzelnen Arten sowie eine genauere Kenntnis der Verbreitung zu erlangen.

Diese Umstände haben mir Veranlassung gegeben, mehrere der von HANDEL-MAZZETTI aufgestellten Kollektivarten, insofern sie mit meiner hier ausgesprochenen Auffassung in Widerspruch stehen, einer etwas eingehenderen Kritik zu unterziehen.

HANDEL-MAZZETTI hat mehrmals in seiner Monographie, ausser einigen einheitlichen Arten, zweierlei Kollektivarten aufgestellt. Einige sind in dem Sinne kollektiv, dass sie aus mehreren verschiedenen, aber mehr oder wenig unter einander nahe verwandten Arten zusammengesetzt sind wie *T. lævigatum* Willd., das meiner hier aufgestellten Gruppe *Erythrosperma* entspricht, und *T. megalorrhizum* Forsk.; Hand.-Mzztti, das mit der hier in etwas engerem Sinne aufgefassten Gruppe, *Scariosa* Hand.-Mzztti, emend. Dahlst. identisch ist. Einige andere enthalten dagegen phylogenetisch verschiedene, obwohl häufig in der Tracht oder in einzelnen Merkmalen einander sehr ähnliche Sippen z. B. unter anderen *T. calocephalum* Hand.-Mzztti, emend. Dahlst. und *T. obliquum* Fr. in dem Sinne HANDEL-MAZZETTI's. Was von den Arten gilt, ist auch betreffs der Gruppen gültig.

So habe ich aus der unter besprochenen Gruppen mehrere Arten ausscheiden müssen, um eine soweit möglich natürliche Begrenzung zu geben.

Es ist mir hier eine angenehme Pflicht allen den Herren Direktoren von Museen und Privatpersonen, die mit grossem Entgegenkommen ihre Sammlungen mir zur Verfügung gestellt haben, meinen tiefgefühlten Dank auszusprechen.

Besonders bin ich dem Herrn Kustos Dr. HANDEL-MAZZETTI zum Dank verpflichtet, durch dessen Vermittelung ich Gelegenheit bekam, Sammlungen aus den beiden Museen in Wien zu benutzen.

Zuletzt möchte ich Herrn Prof. Dr. G. SAMUELSSON, der mich zur nachstehenden Untersuchung angeregt und stets meine Arbeit befördert hat, und dem Herrn Prof. Dr. ROB. E. FRIES, der mir gefälligst Gelegenheit gegeben hat, meine Untersuchungen in den Acta Horti Bergiani zu veröffentlichen, meinen ergebensten Dank sagen.

I. **Scariosa** Hand.-Mazzetti; emend. Dahlst.

Plantæ parvæ—mediocres. Involucra parva, variegata sæpe etiam partim ± purpurascentia. Squamæ exteriores late ovatæ—ovato-lanceolatæ ± adpressæ ± acuminatæ, conspicue et vulgo late—latissime albidomarginatæ (scariosæ), sub apice vulgo breve corniculatæ—callosæ, interiores basi paullo angustiores lineari-lanceolatæ, sub apice corniculatæ—callosæ. Flores pallide luteæ. Achenia fulvo-castanea, fulva—fusco-straminea præsertim superne acute spinulosa sat angusta pyramide angusta ± cylindrica dimidiam—quartam partem achenii metiente, rostro achenio paullo usque duplo longiore.

Diese Gruppe ist von mir in etwas engerem Sinne aufgefasst worden, indem ich zu derselben nur die beiden Arten: *T. bithynicum* DC. and das kollektive *T. megalorrhizum* Forsk., Hand.-Mzztti rechne. Dieses aber umfasst meines Erachtens mehrere gut unterschiedene, obwohl nahe verwandte Arten.

Die meisten Arten der Gruppe *Scariosa* Hand.-Mzztti sind von ihm sehr kollektiv aufgefasst worden. Einige sind in dem Sinne kollektiv, dass sie mehrere gut getrennte, phylogenetisch aber sehr nahestehende Arten umfassen, wie das oben erwähnte *T. megalorrhizum*. Andere aber sind allem Anschein nach aus Sippen von phylogenetisch verschiedenem Ursprung zusammengesetzt, wie *T. Wallichii* Hand.-Mzztti und *T. obovatum* (Willd.) DC.

Wie es sich in dieser Hinsicht mit *T. monochlamydeum* Hand.-Mzztti verhält, darüber bin ich noch nicht im klaren. Sicherlich aber kann es indessen nicht in die Gruppe *Scariosa* eingeordnet werden. Dasselbe gilt auch von *T. glaucanthum*, (Led.) DC., das jedoch bei HANDEL-MAZZETTI eine einheitliche Art ist und ohnedies eine selbständige und sehr ausgeprägte Art darstellt.

Auch zu *T. Wallichii* hat HANDEL-MAZZETTI nach meinem Dafürhalten in seiner Monographie mehrere verschiedene Arten gezählt. Die von ihm hierher als *T. aleppicum* gerechnete Pflanze gehört zu der unten erwähnten Art desselben Namens und ist innerhalb der Gruppe *Scariosa* in der hier gegebenen Umgrenzung aufzuführen. HANDEL-MAZZETTI führt auch unter der obengenannten Kollektivart *T. lobulatum* Bornm. & Dahlst. an (J. BORNMÜLLER: Iter persicotauricum 1892—93 n. 5134 u. s. w.). Diese Sippe ist jedoch sowohl von dem

als *T. Wallichii* bestimmten Exemplaren, obwohl sie mit diesen möglicherweise etwas verwandt sein kann, als in noch höherem Grade von den hier von mir in der Gruppe *Scariosa* untergebrachten Arten gut unterschieden.

T. obovatum muss ebenso nach der Beschreibung HANDEL-MAZZETTI's besonders wegen der von ihm angegebenen verschiedenen Fruchtfarben mehrere getrennte Arten umfassen. In Herbarien habe ich unter dieser Benennung wiederholt wenigstens zwei verschiedene, bezüglich der Tracht aber sehr ähnliche Formen gesehen, die sowohl durch die Fruchtfarbe, als auch durch andere Merkmale von einander höchst abweichend sind.

Vor einigen Jahren kultivierte ich aus spontanen Früchten, die ich aus Marseille unter diesem Namen erhielt, im Bergianischen botanischen Garten in Stockholm zwei Sippen, beide mit breiten obovaten Blättern und von einem sehr ähnlichen Aussehen, von denen die eine dünne Blätter und rote Früchte, die andere aber grau-grüne feste und dicke Blätter sowie strohgelbe Früchte hatte. Keine derselben kann aber zur Gruppe *Scariosa* gerechnet werden. Die letztere Sippe ist mit einer der von HANDEL-MAZZETTI als *T. obovatum* bestimmten Formen vollkommen identisch.

Die rotfrüchtige Sippe könnte möglicherweise zur Gruppe *Erythrocarpa* gezählt werden und dürfte dann in die Nähe von *T. Hoppeanum* Gris. gestellt werden können. Die andere aber ist betreffs der Früchte von den hier zur Gruppe *Scariosa* gezählten Arten allzu abweichend, um in diese Gruppe gestellt werden zu können. Hoffentlich werde ich Gelegenheit bekommen, diese beiden Sippen in anderem Zusammenhang etwas ausführlicher zu besprechen.

— **T. Apollinis** Dahlst. n. sp.

Fig. 1. — Taf. I, 1—4.

Folia læte subcanescenti-viridia, exteriora v. plurima anguste—late lingulata, lobis latis—latissimis brevibus triangularibus ± acutis, in margine superiore integris—denticulatis, lobo in fol. ext. elongate triangulari—ovato-hastato ± obtuso lobulis lateralibus brevissimis acutis, integro v. ± denticulato, in fol. int. magis elongato, lingulato—spathulato, obtuso—obtusiusculo, ± denticulato, v. omnia v. solum intima ± lingulata integra—denticulata, obtusiuscula—breve acuta, omnia glabra v. supra in nervo dorsali ± pallido v. subobscuro leviter pilosa, petiolis (pallidis) v. præsertim ad basin levissime coloratis, cæterum pallidis. Scapi plures folia superantes ± colorati, superne leviter pilosi, post anthesin valde sigmoideo-curvati. Involucrum 11—12 mm. longum, sat latum, variegatum, ± pruinosum, basi ovato-truncata. Squamæ exteriores ± late—anguste ovatæ, in apicem ± obtusum sensim contractæ v. breve acuminatæ, ± adpressæ, latissime albo-marginatæ apice ± purpurascentes, marginibus sæpe etiam superne ± purpureo-violascentibus, dorso olivaceo-viridi, callosæ v. vix callosæ—breve corniculatæ, interiores e basi latiore ± lineares, dilutius olivaceo-virides, sub apice obtuso purpurascente vix callosæ. Calathium c. 30 mm. diametro, concavum. Ligulæ læte luteæ, breves, latæ, planæ, marginales extus vitta ± lucide carminea ornatæ. Stylus cum stigm. subluteus v. sordidescens. An-

theræ polliniferæ. Achenium c. 4 mm. longum, 1 mm. latum v. paullo latius, superne acute et sat longe spinulosum, cæterum ± tuberculatum, superne in pyramiden c. 1,2 mm. longam cylidricam inferne acute spinulosam abiens, griseo-stramineum. Rostrum c. 5,7 mm. longum.

Græcia: Attica prope Tatoi in silvaticis, 14. 4. 1873 (Herb. Heldr.). B. — Phokis: Parnassos cult. in Horto bot. Upsaliensi e fructibus a G. SAMUELSSON a. 1921 reportatis. — U., St.

T. Apollinis Dahlst. ist innerhalb der Gruppe die ausgeprägteste Art und übrigens sehr freistehend. Es zeichnet sich besonders aus durch seine hellgrüne, etwas ins grauliche ziehende Blattfarbe, schmale, ganze und etwas gezähnte oder mit kurzen, breiten, triangulären Lappen versehene Blätter, die gewöhnlich dicht dem Boden angepresst sind, und durch die nach beendeter Blüte niederliegenden S-förmig gebogenen Blütenstiele sowie durch die an der Unterfläche leuchtend karminenroten Randblüten.

Die Art scheint sehr selten zu sein. In den mir zugänglichen Herbarien habe ich nur einmal Exemplare derselben gesehen.

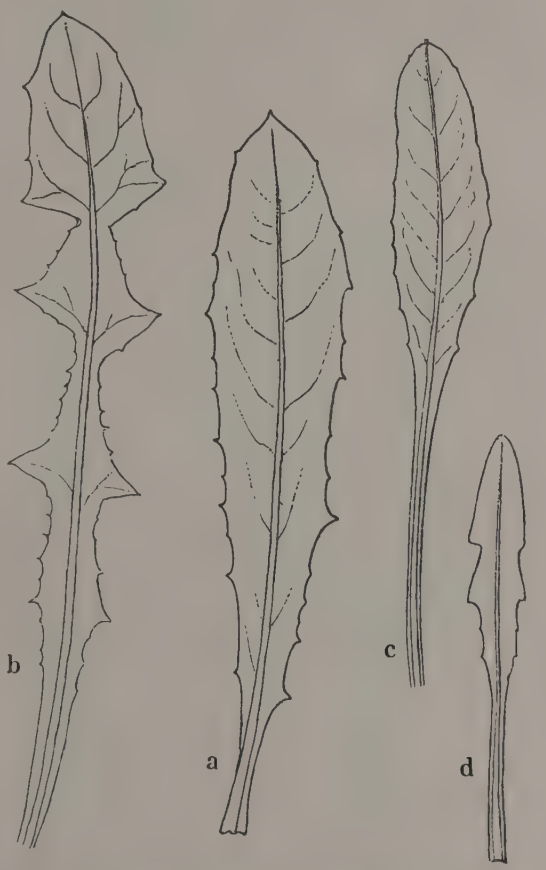


Fig. 1. *T. Apollinis* Dahlst. a. Äusseres; b. inneres Blatt einer älteren Pflanze; c. äusseres; d. inneres Blatt einer jüngeren Pflanze. Nat. Grösse.

Prof. G. SAMUELSSON fand dieselbe im Fruchtstadium am Parnassos in Phokis und sammelte daselbst reife Früchte ein, die im botanischen Garten in Upsala ausgesäht wurden. Von den aufgezogenen Pflanzen sind seitdem drei Generationen gezüchtet worden. Die Art hat sich während dieser Zeit vollkommen samenbeständig erwiesen. Dagegen zeigt sie sich in Kultur sehr wenig widerstandsfähig im Gegensatz zu *T. græcum* und *delphicum*, die unter denselben Verhältnissen ausserordentlich gut gedeihen.

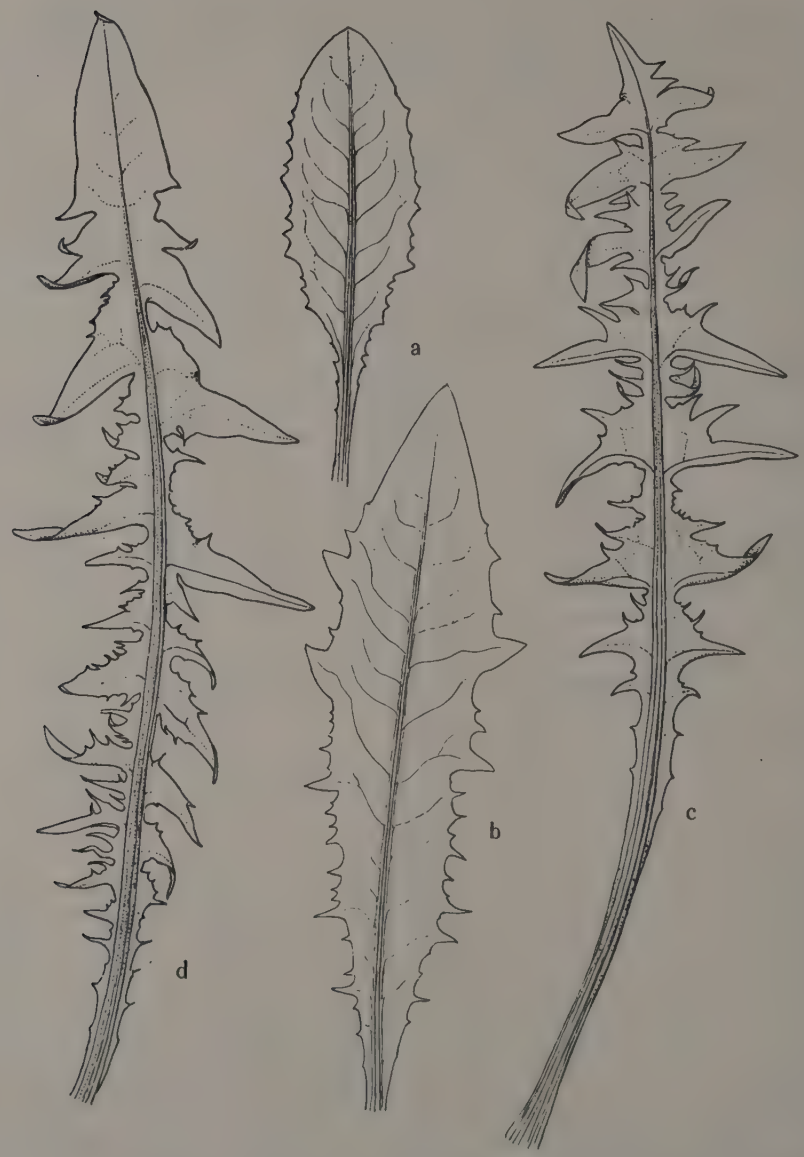


Fig. 2. *T. græcum* Dahlst. a. u. b. zwei äussere Blätter; c. mittleres; d. inneres Blatt einer kultivierten Pflanze (Phokis, Delphi). Nat. Grösse.

T. græcum Dahlst. n. sp.

Fig. 2, 3. — Taf. I, 5—10.

Folia saturate glaucescenti-viridia, firmula, subglabra, in nervo dorsali subtus parce pilosa, extima elliptica—elliptico-lanceolata, anguste petiolata, integra,

præsertim basin versus irregulariter, breve et acute dentata v. inferne breve et late lobulata lobis ± dentatis, in apice magno integro ± dentata, obtusa, intermedia et interiora elongate lanceolata ± profunde laciniata nunc crebre lobata lobis ± latis deltoideis—triangularibus, apicibus patentibus—subresupinatis, in margine superiore ± crebre et breve et late dentatis, breve acutis—obtusiusculis, nunc valde laciniata—lacerata longius et profundius lobata, lobis in margine superiore subintegris—laciniato-dentatis, apicibus angustioribus patentibus v.

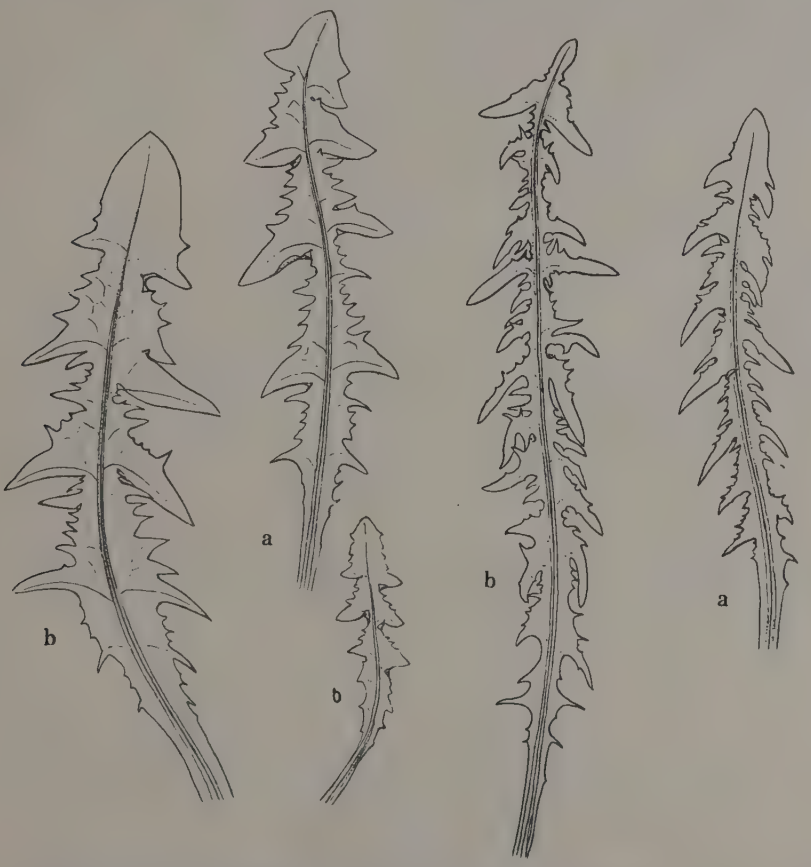


Fig. 3. *T. græcum* Dahlst. a. Mittlere; b. innere Blätter von einer Pflanze aus Attika. Nat. Grösse.

subresupinatis, magis acutis, lobo terminali nunc hastato perbrevi, supra lobulos laterales angustos acutos ± dentato, nunc majore magis elongato inferne crebre et inæqualiter denticulato obtusiusculo, subacuto, omnia inter lobos sæpe valde laciniata—dentata, petiolis basin versus ± latis, supra præsertim ad basin ± violascentibus, cæterum pallidis, nervo dorsali p. max. p. pallido v. inferne ± violascente. Scapi plures, quam folia longiores v. iis breviores, post anthesin valde reflexo-curvati, inferne et apicem versus ± violascentes, cæterum cupreato-colorati, præsertim sub involucro araneoso-pilosi. Involucrum c. 12—13 mm. longum vulgo sat latum pruinoso-violascens, obscurum, variegatum, basi ovato-

truncata. Squamæ exteriores ± adpressæ, ± ovatæ—late ovatæ, acuminatæ, acumine obtuso, late—latissime albo-marginatæ, margine sæpe partim roseolo et interdum ± dentato, sæpe in apicibus ± purpurascentes, sub apice callosæ v. inferiores breve corniculatæ, interiores e basi latiore lineares sub apice violascente callosæ v. ecallosæ, singulæ conspicue corniculatæ, ± pruinosæ. Calathium planum 25—35 (—40) mm. diametro. Ligulæ læte luteæ præsertim apicem versus ± canaliculatæ, marginales extus stria lata intense fusco-purpurea notatæ, ligulorum dentes ± colorati. Stylus cum stigm. virescens, siccus sat obscurus. Antheræ polliniferæ. Achenium usque ad 4 mm. longum, c. 1—1,2 mm. latum apice sat late et valide spinulosum, cæterum p. max. p. late et breve tuberculatum, superne in pyramiden anguste conico-cylindricam 2 mm. longam v. ultra usque ad medium v. supra ± spinulosam sensim abiens sordide fulvo-castaneum. Rostrum c. 7 mm. longum.

Græcia: Trikkala, in monte Kyllene pr. Trikkala alt. 2,500. Apr. 1854 (Herb. Orphanideum n. 2680 s. n. *T. officinalis:* leg. TH. G. ORPHANIDES). B. Phokis: Delphi, in horto bot. Ups. et in horto Bergiano ad Stockholm e fructibus spont. a cl. G. SAMUELSSON reportatis educatum. U., St. — Attika: In regione media mont. Parnethe 1852 (Herb. Heldr. n. 2605). B. — In monte Parnethe prope Dekeleiam (Tatoi hodie) 18. 4. 1876 (Heldr. Plantæ exsicc. Floræ Hellenicæ). B. — In pinetis prope Tatoi 8. 4. 1846 (Heldr. Plantæ exsicc. Floræ Hellenicæ). B. — In pascuis siccis montium Atticæ reg. infer. s. n. *T. minimi* (Leont. minimum Brig. Guss.) var. foliis lobulatis Boiss.; Heldr. H. — Cycladum insula Tinos (Herb. Heldr.). B.

T. græcum Dahlst. ist unzweifelhaft mit *T. delphicum* Dahlst. sehr nahe verwandt, ist aber, wie aus Kulturversuchen hervorgegangen ist, von jenem gut unterschieden.

Bei dem ersteren sind die Blätter durchschnittlich schmäler mit längeren und spitzeren Lappen, bei tiefgelappten Individuen mit langen, lang gezähnten Abständen zwischen den Lappen versehen. Die Endlappen sind länger ausgezogen, schmäler und mehr zugespitzt. Bei dem letzteren sind die Blätter, wenigstens die äusseren, breiter und stumpfer, die letzteren häufig abgerundet stumpf, und die Lappen sind kürzer und breiter, stumpf oder fast stumpf, gewöhnlich sehr dicht bei einander stehend.

Am grössten ist indessen die Verschiedenheit betreffs der Blüten und Früchte. Bei *T. græcum* Dahlst. sind die Blüten schmäler und nach oben etwas eingerollt, und die Randblüten sind an der Unterfläche weniger lebhaft braun- oder grauviolett gefärbt. Bei *T. delphicum* Dahlst. aber sind die Randblüten breiter, flach und haben an der Unterfläche ein lebhaft braunviolettes Farbenband. In Bezug auf die Früchte sind die beiden Arten von einander auch etwas verschieden. Bei jener ist die Farbe etwas dunkler und die Stachelchen steigen nicht so weit an den Vorspitzen hinauf. Bei dieser ist die Fruchtfarbe etwas heller und die Stachelchen steigen meistens bis über die Mitte der Vorspitze hinauf. *T. græcum* Dahlst. besitzt ausserdem etwas dunkle Griffel und Narben, bei *T. delphicum* Dahlst. aber sind sie fast rein gelb.

— **T. delphicum** Dahlst. n. sp.

Fig. 4. — Taf. I, 11—15.

Folia saturate viridia, utrinque præsertim in nervo dorsali parce pilosa—subglabra, exteriora late oblonga—obovato-oblonga, integra, inæqualiter et sæpe grosse dentata—inferne breve et late lobulata, ± obtusa, intermedia late lanceolata—obovato-lanceolata, lobis vulgo valde approximatis, latis—latiusculis, brevibus, triangularibus—deltoideis, obtusis—acutiusculis in marginibus præsertim superioribus late et breve dentatis, interiora lobis parum longioribus interlobiis brevibus, latiusculis, ± late dentatis sejunctis paullo profundius incisa, lobo terminali brevi latiusculo, intima latiora, ± obovata—obovato-lanceolata, parce, breve et late lobata, lobo terminali magno—maximo ovato-triangulari ± obtuso, sæpe tertiam v. quartam partem folii aequante, folia plurima basi lata cuneata subintegra—denticulata sensim in petiolum ± violascentem abeuntia, nervo mediano fere usque ad apicem ± violascente. Scapi folia æquantes v. iis longiores ± purpurascentes, inferne sparsim, superne densius araneoso-pilosi. Involucrum 12—13 mm. longum, latum olivaceo-viride, ± violascens et pruinosum, basi ± truncata. Squamæ exteriores ovatæ—ovato-lanceolatæ, laxe adpressæ, albo- et ± violascenti-marginatæ, acuminatæ, acumine sat obtuso purpurascente, ecallosæ v. singulæ sub apice ± callosæ, extimæ sæpe corniculatæ, interiores e basi latiore lineares, sub apice obtuso purpurascente corniculo parvo vulgo instructæ. Calathium 35—40 mm. diametro, subradians. Ligulæ læte luteæ, marginales extus stria sat vivide brunneo-purpurea ornatæ, latiusculæ, planæ. Antheræ polliniferæ. Stylus cum stigma luteus v. parum fuscescens. Achenium læte fulvo-castaneum usque ad 4 mm. longum, 1 mm. latum v. ultra, apice acute et valide spinulosum, cæterum crebre tuberculatum, superne in pyramiden usque ad 1,5 mm. longam, conico-cylindricam, usque ad medium v. supra acute et sat longe spinulosam sensim abiens. Rostrum 7,5—8 mm. longum.

Græcia: Thessalia: Regio Pindi, circa Penci et Acheloi fontes, alt. 5000—5500′ prope Dokinei ad fines Hellenico-turcicos, TH. VON HELDREICH 20. Jul. 1885 (Heldr.: Iter quartum per Thessaliam primumque in monte Pindo s. n. *T. serotini* W. K. serius ut *T. Haussknechtii* determ.). B. — Phokis: Delphi (in horto bot. Upsaliensi et in horto bot. Bergiano cultum e fructibus anno 1921 a cl. G. SAMUELSSON lectis educatum). U., St.

Diese Art ist, wie ich oben hervorgehoben habe, mit der vorher erwähnten sehr nahe verwandt. Die unterscheidenden Merkmale habe ich schon daselbst besprochen. Die beiden Arten sind neben einander in den erwähnten bot. Gärten zu etwa hundert von Individuen kultiviert worden und haben sich stets sowohl durch die Tracht, als auch durch die früher erwähnten Merkmale der Blüten leicht von einander unterscheiden lassen.

Hinsichtlich der Blattform erinnert diese Art einigermassen an *T. aleppicum* Dahlst., dessen breit gelappten Modifikationen sie zuweilen in hohem

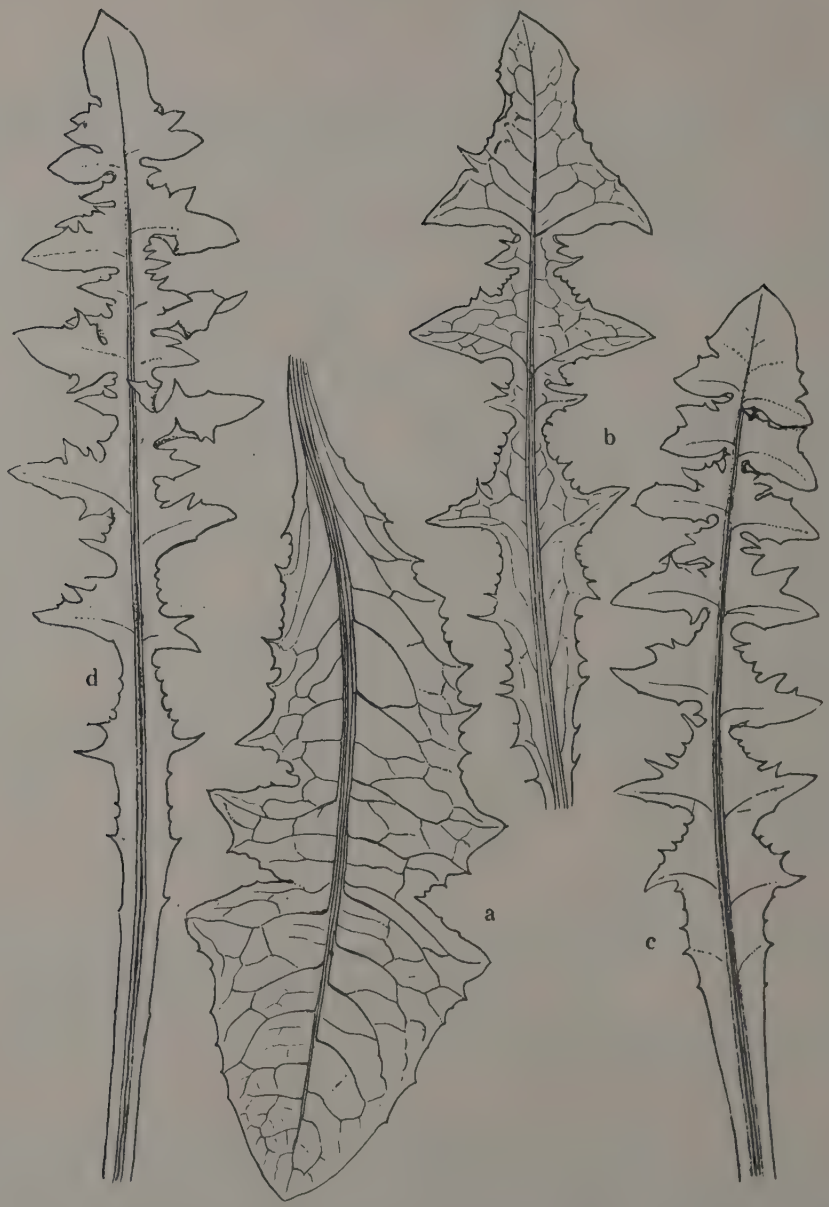


Fig. 4. *T. delphicum* Dahlst. a. Äusseres; b. inneres Blatt einer im Mistbeete kult. Pflanze; c. mittleres; d. inneres Blatt einer im freien kult. Pflanze. Nat. Grösse.

Grade ähnlich aussieht. Sie bekommt anderseits aber nie so tief eingeschnittene Blätter wie die schmalgelappten Modifikationen der letzteren Art.

Bei den breitgelappten Individuen von *T. delphicum* Dahlst. sind die Lappen deltoid mit weniger gewölbten oberen Rändern und abstehend oder mit etwas aufwärts gerichteten, etwas stumpfen Spitzen versehen. Bei entsprechenden Modifikationen des *T. aleppicum* Dahlst. sind die Lappen gewöhnlich breiter mit stark gewölbtem oberem Rande und nach hinten gerichteten, kurzen und stumpfen bis sehr scharfen Spitzen. Die Endlappen sind bei jenem mehr oder weniger gezähnt, bei diesem aber zum grössten Teil ganzrandig.

Übrigens unterscheiden sich die beiden Arten sehr leicht durch die Früchte. Bei jener sind diese länger, hell braun, nach oben allmählich in die längere, bestachelte Vorspitze übergehend, während diese kürzere und noch hellere nach oben etwas schneller in die nackte Vorspitze übergehende Früchte besitzt.

T. hellenicum Dahlst. n. sp.

Fig. 5. — Taf. I, 16—19.

Folia late viridia glabra—subglabra, plerumque valde incisa lobis plurimis-anguste linearibus—anguste lineari-lanceolatis, integris v. inferioribus ± acute dentatis, acutiusculis—acutis, patentibus v. præsertim in superiore parte folii ± et sæpe valde resupinatis, interlobiis angustis, sæpe ± longe et acute dentatis sejunctis, lobo terminali brevi—mediocri, trilobato, lobulis angustis linearibus, v. lobis etiam præsertim in superiore parte folii deltoideis, patentibus—reflexis, sæpe ± approximatis margine superiore ± dentato—integro, sensim in interlobium breve abeunte, lobo terminali ± sagittato-hastato, denticulato—integro, acuto—acuminato, petiolis violascentibus nervoque mediano basi ± violascente, superne ± pallido. Scapi ± colorati, foliis vulgo breviores, glabri v. præsertim sub involucro parce araneoso-pilosi. Involucrum c. 10 mm. longum, latiusculum, ± olivaceo-viride, ± variegatum, basi ovata. Squamæ exteriores breves, sat adpressæ, dorso lato obscuro late—latissime albo-marginatæ, marginibus superne sæpe ± violascentibus, sub apice violascenti, sat angusto breve cornutæ v. corniculatæ, interiores e basi latiore ± lineares sub apice ± violascente corniculatæ – cornutæ. Calathium 30—35 mm. diametro, subradians. Ligulæ ut videtur læte luteæ, planæ, marginales extus stria fusco- v. cano-purpurea notatæ. Stylus c. stigm ± virescens. Antheræ polliniferæ. Achenium 3,5—4 mm. longum, c. 1 mm. latum, ± fusco-stramineum, apice ± acute spinulosum, ceterum ± tuberculatum—læve, in pyramiden ad 1 mm. longam basi sæpe parce spinulosam, conico-cylindricam abiens. Rostrum c. 5 mm. longum.

Græcia: Macedonia, Dedeagatsch in pratis maritimis, 7. 4. 1891 (P. SINTENIS et J. BORNMÜLLER: Iter turcicum 1891, n. 43. s. nom. *T. lævigati* W.). L. — In insula Thasos Theologos in montosis, 30. 5. 1890 (P. SINTENIS et J. BORNMÜLLER: Iter turcicum 1891, n. 635, s. n. *T. officinalis* Web.). L. — Trikkala: Kyllene pr. Trikkala alt. 2500. Apr. 1854 (Herb. Orphanideum n. 3630 s. n. *T. officinalis* Web.) B. — Larissa in planitie Thessalica prope

Fig. 5. *T. hellenicum* Dahlst. Innere Blätter von verschiedenen Pflanzen. a. aus Hymettos; b. aus Salamine; c. aus Aegina; d. aus Colias; f. aus Anatolia, Amasia; h. aus Euboea; und mittlere Blätter; e. aus Thymbra; g. aus Ergastiria; i. äussere Blätter, k. inneres Blatt aus Neo-Korinthos. Nat. Grösse.

Pharos (nunc Velestrinos) 27. 4. 1883 (Heldr.: Flora Thessalica, legg. TH. VON HELDREICH et T. HOLZMANN s. n. *T. officinalis* Wigg. *f. lævigati* W.) — Phokis: Delphi in colle aprico (leg. G. SAMUELSSON, 17. 4. 1921). St. — Attika: In monte Parnethe pr. Dekeleiam (Tatoi hodie) 18. 4. 1876 (Heldr.: Plantæ exsicc. Floræ Hellenicæ et in Herb. Heldr. 1847 s. n. *T. gymnanthi*

fol. coëtaneis, p. p.). B. — In monte Pentelico reg. super. 3. 6. 1837 (Herb. Heldr.). B. — Prope Athenas 1851 (Flora græca exsicc. n. 8 s. n. *T. gymnanthi* DC.). B. — Ad radices montis Hymetti versus Cæsariam, 30. 11. 1844 (Heldr.: Herb. græc. normale n. 853 b. s. n. *T. gymnanthi* Link. *fol. synanthiis*). B. St., U., L., H. — In oliveto fr. Cæsariam ad radices Hymetti, 6. 11. 1848 (Herb. Heldr.), B. — In insula Salamine ad litt. maris, 18. 3. 1878 (Heldr.: Pl. exs. Floræ Hellenicæ s. n. *T. gymnanthi*), B. — In collibus siccis, locis aridis ad vias frequ. pr. Daphni (Heldr.: Herb. græc. normale), B. — In collibus maritimis pr. Ergastiria Lauri in scoris metallorum, 4. 3. 1887 (Heldr., Herb. græc. normale n. 951 s. n. *T. lavigati* DC. *f. stenoloba*). B., St., L., H. — Ad Coliadis promontorium, nunc Hagios Cosmos, 19. 3. 1877 (Heldr.: Pl. exs. Floræ Hellenicæ.). B. — In insula Aegina (Heldr. Pl. exs. Floræ Hellenicæ). B. — Eubœa: In Petaliorum insulis (ad Euboeam meridionalem) Xeronisi, 31. 3. 1841 et 2. 4. 1841 (Heldr.: Pl. exs. Floræ Hellenicæ). B. — Cycladum insulæ: In insula Chio pr. Vrontado, 30. 4. 1846 leg. ORPHANIDES (Rel. Orphanideæ curante Th. de Heldr. anno 1887 emissæ, s. n. *T. officinalis* Wigg. γ. *lævigati* W.). B., H. — In insula Melos (Flora Aegæa curante TH. DE HELDREICH & E. DE HÁLACZY, s. n. *T. officinalis* Wd.), B. — In Pharmacusarum insula Lero, 7. 3. 1879 (inter *T. scolopendrinum* in Heldr., Pl. exs. Floræ Hellenicæ). B. — Argolis: Nauplia (Herb. Link s. n. *T. gymnanthi*). B. — Lakonia: In monte Taygeto ad vias, Aug. 1884 (Herb. Heldr.). B.

Asia minor: Thymbra in graminosis, 30. 3. 1883, in valle Scamandri (P. SINTENIS: Iter trojanum 1883, n. 1127 s. n. *T. officinalis* Wigg.). B., L. — Anatolia orientalis: Amasia in siccis lapidosis (J. BORNMÜLLER: Pl. exsicc. Anatoliæ orientalis). B. — Syria septentrionalis: Beilan, 7. 3. 1888 (P. SINTENIS: Iter orientale 1880, n. 1524, s. n. *T. officinalis* Wigg. γ. *lævigati*, p. p.) L. — Palæstina: Ajlun, 6. 5. 1911, legg. F. S. MEYERS et J. E. DÉNSMORE (The american colony in Jerusalem: Plantæ Palæstinæ, Gileadenses et Auraniticæ, s. n. *T. officinalis* Wigg.). L.

Wie bei den vorhergehenden Arten der Fall ist, hat diese Art, sowie *T. aleppicum* Dahlst., zwei entgegengesetzte scharf ausgeprägte Blattmodifikationen aufzuweisen, die jedoch durch gleitende Übergänge mit einander verbunden sind.

Bei einigen Individuen, vielleicht bei der grössten Anzahl, sind die Blätter tief eingeschnitten, mit schmalen lineären bis schmal lanzettlichen, spitzen und am oberen Rande scharf gezähnten Lappen, die durch sehr schmale gezähnte Zwischenglieder von einander entfernt sind. Der Endlappen ist bei dieser Modifikation schmal dreizipfelig. Bei der zweiten Modifikation sind die Lappen dicht bei einander stehend, der Form nach deltoid, mehr oder weniger zurückgebogen und feingezähnt. Der Endlappen ist spiessförmig mit mehr oder weniger breiten Seitenlappen.

Zwischenformen kommen jedoch häufig vor. Nicht selten können die äusseren Blätter der zweiten, die inneren der ersten Blattmodifikation angehören. Bisweilen kann der obere Teil des Blattes lineare bis lanzettliche, der untere aber deltoide, breitere Lappen besitzen.

Von *T. aleppicum* Dahlst. unterscheiden sich schmal-gelappte Modifikationen durch schmälere spitzere Lappen und spitzere Zähne. Die breiter ge-

lappten Individuen unterscheiden sind von entsprechenden Individuen des *T. aleppicum* Dahlst. durch den weniger stark gewölbten oberen Rand der spitzeren Blattlappen.

Die Früchte des *T. hellenicum* Dahlst. sind grösser, etwas dunkler, nach oben konisch und mehr allmählich in die Vorspitze übergehend, bei *T. aleppicum* Dahlst. aber kleiner und heller und etwas unvermittelter gegen die Vorspitze abgesetzt.

T. aleppicum Dahlst. n. sp.

Fig. 6. — Taf. I, 20—22.

Folia læte viridia, subglabra, in nervo dorsali pallido sparsim pilosa, elongata, lingulata — anguste lineari-lanceolata, multilobata, lobis 3—6 valde approximatis, deltoideis et sæpius hamato-reflexis latis brevibus margine superiore sæpe valde convexo ± crebre et obtuse dentato, obtusis—obtusiusculis (interlobis nullis v. perbrevibus ± dentatis, dentibus satis ± resupinatis) v. angustioribus ± retroflexis margine superiore minus dentato v. integro, obtusis — subacutis, lobo terminali brevi ovali-sagittato, obtuso ± dentato — in fol. internis magis elongato, lingulato, obtuso—obtusiusculo subintegro — basi ± denticulato, v. etiam folia omnia v. exteriora ± laciniata lobis magis angustatis superioribus præsertim in margine superiore æque ac interlobia late ± laciniato-dentatis, linearibus usque fere obovatis ± obtusis ± patentibus, inferioribus latioribus ± deltoideis dentatis—denticulatis, lobo terminali parvo hastato-sagittato (tricuspidato) lobulis lateralibus angustis patentibus—resupinatis v. etiam reflexis obtusis et lobulo apicali angusto obtusiusculo—obtuso; petiolis et nervo mediano pallidis. Scapi plures folia æquantes v. iis breviores apice basique leviter colorati, subglabri v. præsertim superne longe araneoso-pilosi. Involucrum c. 10 mm. longum sat angustum—latiusculum, ± variegatum, basi ovata. Squamæ exteriores ± ovatæ, ± adpressæ, in acumen violascentem ± latum obtusum attenuatæ, sub apice ± callosæ—corniculatæ, late—latissime albo-marginatæ, margine præsertim superne sæpe etiam ± roseo-violaceo, dorso angusto—latiusculo, ± atro-viridi, singulæ sæpe in margine ± dentatæ, interiores olivaceo-virides e basi latiore lineares, sub apice roseo-purpureo obtuso callosæ v. corniculatæ. Calathium c. 30 mm. diametro, planum. Ligulæ læte luteæ, marginales extus stria clare carminea notatæ. Stylus cum. stigm. luteus. Antheræ (sæpius parce) polliniferæ v. polline carentes. Achenium c. 3 mm. longum, vix 1 mm. latum, superne sat late spinulosum, cæterum late tuberculatum, stramineum—fusco-stramineum in pyramiden c. 0,75 mm. longam conico-cylindricam sat abrupte abiens.

Græcia: Korfu in herb. semitarum isthmi Leucadiæ, Massiari 1852 (Herb. Heldr.). B. — Trikkala: In monte Kyllene pr. Trikkala, alt. 2500′, 1854 (Herb. Orphanideum n. 2630, s. n. *T. officinalis* (Herb. Heldr.). B. — Kephalonia: Itaka in monte Nero zwischen Gebüschen, Plateau kurz vor Eintritt in den Tannenwald, 17 Apr. 1877 (G. C. Spreizenhofer: Iter Jonicum, a. 1877, s. n. *T. officinalis* δ. *alpini* Koch), B. — Attica: In regione media mont. Parnethos, 1852. (Herb. Heldr. p. p.), B. — In abiegno mont. Parnethos (Herb. Heldr. n. 31 s. n. *T. gymnanthi*). B. — Pentelikon in *Phrygana*-fruticeto, 22. 3. 1921,

Fig. 6. *T. aleppicum* Dahlst. a. Mittleres und inneres Blatt einer Pflanze aus Kreta, Juktas; b. inneres und c. mittleres Blatt einer kleineren Pflanze desselben Ort.; d. inneres Blatt einer Pfl. aus Thymbra; e. mittlere und innere Blätter einer Pfl. aus Phokis, Delphi; f. mittlere Blätter einer Pfl. aus Aleppo und g. mittlere und äussere Blätter einer Pfl. aus Aleppo, Aintab. Nat. Grösse.

leg. G. SAMUELSSON. St. — In collibus maritimis Piræi, 17. 12. 1894 (Herb. Heldr.). B. — In graminosis mont. Hymetti super., 3 Apr. 1881 (Herb. Heldr. n. 2224, s. n. *T. minimi* Brig. v. *fol. lobatis* »T. renitens, humifusum»). B. — Hymettos c. Cæsariam, 1884 (C. HAUSSKNECHT; Iter græcum 1845). B. — Ad vias c. Athenas frequens sero autumno, Okt. Nov. 1867 (Heldr. Herb. græc.

normale n. 92, s. n. *T. gymnanthi* DC. etc.). H. — Cycladum insulæ: Tenos, 6. 4. 1895 (Herb. Heldr.). B. — In insula Chio pr. Vrontado 1856 (Herb. Orphanideum n. 345, Herb. Heldr.). B.

Asia minor: Thymbra in graminosis, 30. 3. 1883. (P. SINTENIS: Iter trojanum 1883, n. 427 s. n. *T. officinalis* Wigg. p. p.). B. — Syria septentrionalis: Beilan, 7. 3. 1888 (P. Sintenis: Iter orientale 1888, n. 1524, p. p. s. n. *T. officinalis* Wigg. *f. lævigati* W.). B. — In format. Kasstiensi prope Aleppo ubique (Fl. Syriaca n. 2395, s. n. *P. lævigati;* Herb. Haussk.n.). H. — Djebel Vasroan sur le desert vers E. avant le jonction des routes Avr. 1716 s. n. *T. crispuli* Boiss., leg. E. GUILLARDOT (Herb. Haussk.n.). H. — Entre le village Lættsa et de Djerd (Kasrouan) Avr. 1869 (Herb. Haussk.n. n. 2960 s. n. *T. lævigati* W.). H. — In graminosis pr. Aleppo alt. 1300 p., 31. 1. 1867 (C. HAUSSKNECHT: Iter syriaco-armenicum 1867 s. n. *T. aleppici* Boiss. et Haussk.n.). B. — In agris et collibus circa Aleppo 20. 1. 1867. (*T. aleppicum* Haussknecht n:o 626 p. p.). B. — Ainlab nördl. von Aleppo c. 900 m. 3. 1887 leg. J. J. MANISPADJIAN (Flora taurica comm. P. SYDOW). St. — Anatolia: ad Tokai (Wilaj. Siwas) c. 6—900 m. 4. 1885 (J. BORNMÜLLER: Iter Persico-turcium, 1892—93, n. 3421, s. n. *T. lævigati*). B. — Kurdistania: Mardia (C. HAUSSKNECHT. Herb. græc. n. 625.). Bm.

In Syrien bei Aleppo hat C. HAUSSKNECHT eine Pflanze eingesammelt, die er unter dem Namen *T. aleppicum* BOISS. et HAUSSKN. verteilt hat. HAUSSKNECHT hat jedoch seine Pflanze nicht beschrieben, und der Name ist demnach ein Nomen nudum. Um nicht unnötigerweise einen neuen Namen zu schaffen, halte is es für das zweckmässigste, diesen Namen für meine oben beschriebene Art zu verwenden.

HANDEL-MAZZETTI hat dieselbe Art teils zu *T. megalorrhizum* teils zu *T. Wallichii* gezählt.

T. aleppicum Dahlst. sieht in der Tracht dem *T. hellenicum* Dahlst. sehr ähnlich aus und hat ebenfalls wie diese die genannten Blattypen aufzuweisen. Die Merkmale, durch welche sie sich von einander am leichtesten unterscheiden, habe ich unter *T. hellenicum* Dahlst. schon hervorgehoben.

T. minimum Guss.

Fig. 7. — Taf. I, 23—26.

J. GUSSONE: Floræ siculæ synopsis. Vol. II. p. I. pag. 397; syn. *Leontodon minimum* Brig. Stirp. rar. pempt. 1 in calce indicis. Neapoli 1843.

Folia glabra—subglabra, ± oblongo-obovata—lingulata v. anguste lanceolata, exteriora ± integra v. parce dentata obovato-oblonga florendi tempore vulgo non persistentia, intermedia ± profunde incisa lobulis nunc approximatis nunc sat distantibus, ± latis, deltæformibus, ± recurvis, summis in marginibus ± convexis vulgo integris obtusis—obtusiusculis, inferioribus in margine superiore parce, breve et acute dentatis, interlobiis nullis v. interdum longioribus sat angustis grosse dentatis sejunctis, lobo terminali brevi sæpe tricuspidato lobulis lateralibus et apicali latiusculis, ± obtusis—obtusiusculis v. in fol. crebrius lobatis tri-

Fig. 7. *T. minimum* Guss. a. Äussere, mittlere und innere Blätter einer Pflanze aus Palermo; b. innere und mittlere Blätter einer Pfl. aus Caccamo; c. inneres Blatt einer Pfl. aus Delphi; d. inneres und e. äusseres Blatt einer Pfl. aus Attica; f. inneres Blatt einer Pfl. aus Nauplia und g. mittleres Blatt einer Pfl. aus Dardanelles. Nat. Grösse.

angulari—rhomboideo ± obtuso, integro, petiolis et nervo mediano pallidis. Scapi quam folia breviores v. ea superantes, subglabri v. parce pilosi, ± colorati. Involucrum parvum ± dilute olivaceo-viride et ± pruinosum. Squamæ exteriores, ± adpressæ, infimae ± ovatæ – ovato lanceolatæ in apicem sat longum, obtusum attenuatæ, superiores anguste ovato-lanceolatæ, dorso ± anguste— late obscuro ± late albo-marginatæ (v. roseolo-marginatæ), sub apice purpurascente leviter callosæ — sat conspicue corniculatæ(– cornutæ), interiores lineares olivaceo-virides

sub apice violascente (vix v.) leviter callosæ — breve cornutæ, marginibus superne ± roseolis. Calathium parvum c. 30 mm. diametro. Ligulæ ut videtur sat læte luteæ, marginales extus stria obscure fusco-purpurea ornatæ. Stylus lutescens — leviter virescens. Antheræ polliniferæ. Achenium ± fulvum, c. 3,5 mm. longum, 1—1,2 mm. latum, superne sat crebre et acute spinulosum cæterum crebre tuberculatum v. ad basin ± læve, in pyramiden 0,8—1 mm longam ± conico-cylindricam basi ipsa sæpe ± spinulosam abiens. Rostrum (5—)6 mm longum.

Turcia: Dardanelles, Month R. Rhodois 216, (leg. FR. CALVERT). B.

Græcia: Thessalonikji, Salonici (Samaritani: Plantæ orientales; Ex Herb. Horti Bot. Pisani). St. — Attica: In monte Parnethe prope Dekeleiam (hod. Tatoi) leg. T. HOLZMANN (Heldr.: Pl. exsicc. Floræ Hellenicæ s. n. *T. gymnanthi*). B. — Pikermi ad radices Pentelici (Herb. Heldr. n. 2603). B. — Ad vias in locis sterilibus pr. Athenas (Herb. Heldr. n. 31, s. n. *T. gymnanthi*). B. — Athenas ad vias (Heldr.: Flora græca exsiccata s. n. *T. gymnanthi*). B., L. — Ad vias circa Athenas frequens sero autumno (Heldr.: Herb. græc. normale n. 92 s. n. *T. gymnanthi* Link etc. Oct. Nov. 1857). H. — Prope Athenas leg. ORPHANIDES (Herb. Orphanidis: Fl. græc. exsiccata n. 87, s. n. *T. gymnanthi*), B., L. — Ad radices montis Hymetti versus Cæsariam (Heldr.) Herb. græc. normale n. 853 b. p. p., s. n. *T. gymnanthi* (Link) *f. fol. synanthiis*). B. — In collibus siccis prope Daphni (Heldr.: Herb. græc. normale n. 853 a p. p. s. n. *T. gymnanthi*). B., St., U. — Prope Daphni (G. BÆNITZ: Herb. europæum s. n. *T. gymnanthi* leg. HELDREICH). H. — Prope Amargsiam (Herb. Heldr.) B. — Akaia: In montosis prope Patras ad cenobium Ompló (Heldr.: Herb. Floræ Hellenicæ s. n. *T. minimi* Brig.). B. — Argolis: Poros leg. Dr. REINHOLD (Herb. Heldr. s. n. *T. gymnanthi*). B. — Cycladum insulæ: Keos insula (Herb. Heldr. s. n. T. lævigati). B. — Cypros: (KOTSCHY s. n. *T. gymnanthi*). B.

Italia: Palermo (TINEO misit 1847 s. n. *Leont. minimi* Brig.). St. — Palermo in montibus (Ex. herb. Link). B. — In apricis pascuis herbosis submontosis Palermo a Baida leg. TODARO (TODARO: Flora sicula exsiccata n. 688, s. n. *T. minimi* Tod. Enum. Fl. sic. ined.). B., St., H. — Baida presso di Palermo (leg. TODARO s. n. *T. minimi* Herb. G. RONY). St. — Prope Caccamo in prov. Panormitana leg. N. GUZZINO (F. SCHULTZ: Herb. norm. nov. ser., Cent. 27 n. 2656 s. n. *T. minimi* Tod. exs. 688). B. — Prope Caccamo leg. N. GUZZINO (J. DÖRFLER: Wiener bot. Tauschverein 5, s. n. *T. minimi* Tod.). St. — Caccamo Luoghi aprici Guardiala, alt. 500 m. (TODARO: Flora sicula 5, s. n. *T. minimi*). St., H. — In apricis elatis montis Scuderi, 1200 m. leg. NICOTRA (L. NICOTRA; Herb. siculum s. n. *T. minimi* Tod.). L. — Sebenero in montibus (Ex herb. Link). B. — In pascuis montosis Madoniæ (H. ROSS: Herb. siculum n. 754 s. n. *T. megalorrhizi* (Forsk.) Handel-Mazzetti). B. L. — Liguria: In aridis saxosis ad Ciaixe supra Camporosso apud Bordighera, leg. C. BICKNELL (Herb. C. BICKNELL, Bordighera). St.

In der »Floræ Siculæ Synopsis, vol. II, p. I, p. 397, 1843» hat J. GUSSONE unter der Benennung *T. minimum* Brig. eine gute Beschreibung einer Art gegeben, die sich unwiderleglich auf eine in der Umgebung von Palermo, wie es scheint, allgemein vorkommende Sippe bezieht, die seitdem daselbst

mehrmals eingesammelt und von N. GUZZINO, TODARO und anderen ausgeteilt worden ist. GUSSONE zitiert freilich zu seiner Art als synonym den Namen *Leontodon minimum* Brig., der aber wahrscheinlich sich auf eine andere Art bezieht. *Leont. minimum* Brig. ist jedoch ein Nomen nudum, weil nicht beschrieben. GUSSONE, der eine hinreichende Beschreibung seiner Art gegeben und für sie diesen Namen benutzt hat, muss somit als Autor des Namens gelten.

T. minimum Guss. kommt wie die übrigen Arten der Gruppe in zwei verschiedenen Blattmodifikationen vor, die jedoch unter einander nicht so sehr ausgeprägt sind wie bei diesem und ausserdem in einander nach und nach übergeben.

Die Blattlappen sind breit, von mehr oder weniger deltaförmiger Gestalt und gewöhnlich nach hinten gerichtet. Bei Modifikationen mit dichter stehenden Blattlappen sind diese etwas kurz zugespitzt, bei Modifikationen aber mit enfernteren Lappen sind diese mehr oder weniger stumpf oder sogar abgerundet stumpf, und die Zwischenräume derselben sind fast immer gezähnt.

Der Endlappen ist bei den entfernt gelappten Blättern rhomboidisch oder dreigeteilt mit gewöhnlich stumpfen und kurzen End- und Seitenläppchen.

In der Form der Lappen erinnert diese Art ein wenig an *T. aleppicum* Dahlst., ist aber von demselben durch die stets ungezähnten Lappen und den anders ausgestalteten Endlappen hinreichend verschieden.

Das Achenium besitzt eine mehr oder weniger fuchsrote Farbe und geht nach oben in die kürzere Vorspitze etwas schneller über als bei den meisten übrigen Arten der Gruppe.

T. scolopendrinum Dahlst. n. sp.

Fig. 8. — Taf. I, 31—33.

Exsicc: *T. scolopendrinum* Heldr. n. sp.: De Heldr. Plantæ exsicc. Floræ Hellenicæ (sine numero).

Folia glabra linearia—lineari-lingulata, elongata, multilobata, lobis approximatis, brevibus, latis, deorsum decrescentibus, deltoideis, reflexis (sæpe valde) v. apicibus leviter patentibus, margine superiore leviter convexo — sat recto, integro v. in lobis intermediis sæpe parce denticulato, acutis, interlobiis nullis v. rarius brevibus sejunctis, lobo terminali in fol. exterioribus et intermediis breve—elongate hastato, integro, marginibus ± convexis, obtuso—obtusiusculo, brevissime mucronato, in interioribus majore — sat elongato, marginibus magis convexis, integris, obtuso—obtusiusculo, petiolis nervoque mediano ± pallidis v. leviter coloratis. Scapi quam folia breviores, pallidi v. inferne leviter colorati, superne araneoso-pilosi. Involucrum parvum, c. 10 mm. longum, ± variegatum, basi ± ovata. Squamæ exteriores adpressæ, anguste ovato-lanceolatæ—lanceolatæ, sat late albido- superne roseo-marginatæ margine sæpe ± dentato, dorso sat obscure atroviridi, apice obtusiusculo — sat acuto ± violascente breviter corniculatæ—callosæ (præsertim superiores), interiores ± olivaceæ et pruinatim violascentes, sub apice ± obscuro v. violascente ± callosæ. Calathium 25—30 mm. diametro, subradians. Ligulæ ut videtur læte luteæ, marginales subtus

stria ± fusco-purpurea notatæ. Stylus cum stigmate ± virescens, siccus sat nigrescens. Antheræ polliniferæ. Achenium ochraceum, c. 3,2 mm. longum, c. 1 mm. latum, apice ipso acute spinulosum cæterum læve v. leviter tuberculatum, in pyramiden c. 0,5—0,7 mm. longam conicam sensim abiens. Rostrum c. 3 mm. longum.

Græcia: Attica, in Pharmacusarum insula Leros (Heldr.: Plantæ exsicc. Floræ Hellenicæ s. n. *T. scolopendrini*), B., St., U., L. — Eodem loco in saxosis (C. BÆNITZ: Herb. europæum s. n. *T. scolopendrini*), B., St.

Fig. 8. *T. scolopendrinum* Dahlst. a. inneres Blatt, b. mittlere Blätter, c. äusseres Blatt verschiedener Pflanzen; d. inneres Blatt einer kleineren Pflanze, alle aus Leros. Nat. Grösse.

Unter dem Namen *T. scolopendrinum* hat HELDREICH diese Art in seinen Exsiccaten als neu aufgestellt, jedoch ohne Beschreibung. Um nicht unnötigerweise einen neuen Namen zu geben, halte ich es für das zweckmässigste seinen Namen, zumal er sehr bezeichnend ist, hier beizubehalten.

T. scolopendrinum zeichnet sich besonders durch seine langen und schmalen mehr oder weniger zungenförmigen Blätter aus, die mit gleichförmigen kurzen und breiten, stark zurückgebogenen, gewöhnlich ungezähnten, spitzen Lappen versehen sind. Der Endlappen ist breiter oder schmäler eirund-pfeilförmig bis ausgezogen pfeilförmig.

Diese Art, die durch ihre langen und sehr schmalen Blätter eine sehr ausgeprägte Tracht bekommt und sich schon dadurch von den vorhergehenden Arten sehr gut unterscheidet, ist bisher ausserhalb der Insel Leros nicht angetroffen worden. Wahrscheinlich ist sie eine dort endemische Art.

T. Sintenisii Dahlst. n. sp.

Fig. 9. — Taf. I, 27—30.

Folia elongata glabra—subglabra, anguste lineari-lanceolata, multilobata, lobis brevibus—longis, sæpius valde recurvis, deltoideis—sublinearibus, subacutis æque ac interlobia ± angusta in margine superiore valde laciniato-dentatis, apicibus ± longis integris v. breve denticulatis, lobo terminali parvo—mediocri v. sat magno ± sagittato, lobulo apicali et lateralibus sæpe angustis, petiolis nervoque mediano pallidis. Scapi quam folia breviores pallidi v. apice basique ± colorati. Involucrum parvum, dilutum basi ovata. Squamæ exteriores ± adpressæ, ± ovato-lanceolatæ, anguste v. vix marginatæ, sæpe et præsertim apicem versus ± cupreo-coloratæ, sub apice sæpius breve corniculatæ v. callosæ, interiores lineares, sub apice cornubus parvis coloratis præditæ, ± pruinosæ. Calathium 30—35 mm. diametro. Ligulæ ut videtur, læte luteæ, marginales extus stria fusco-violacea notatæ. Stylus et stigmata fusco-virescentes. Achenium fusco-stramineum, 3,5 mm. longum, 1 mm. latum, apice sat acute spinulosum, cæterum crebre tuberculatum, in pyramiden 1 mm. longam cylindricam sensim abiens. Rostrum c. 5 mm. longum.

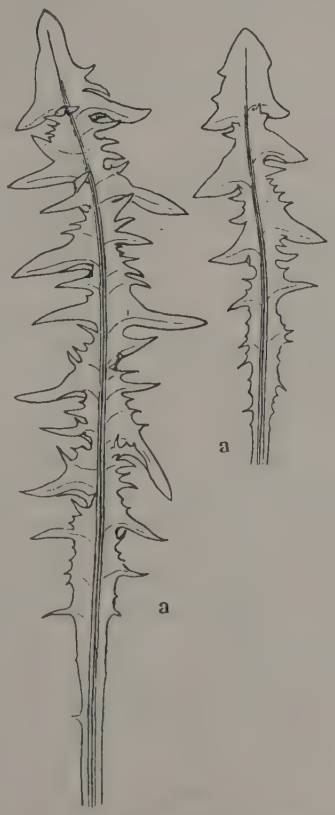


Fig. 9. *T. Sintenisii* Dahlst. a. Mittleres; b. inneres Blatt einer Pflanze aus Mesopotamien. Nat. Grösse.

Asia minor: Mesopotamia, Biredjek, Djebel Taken (P. SINTENIS: Iter orientale 1888, n. 343, s. n. *T. officinalis* Wigg. β. *lævigati*). B., L., H. — Syria: In agris et collibus circa Aleppo (*T. aleppicum* Hausskn. n. 626 leg. HAUSSKNECHT p. p.). H.

T. Sintenisii Dahlst. bekommt durch die blassgrünen ausgezogenen sehr tief eingeschnittenen Blätter und die reichliche und lange Bezahnung der Lappen ein von den übrigen Arten der Gruppe sehr abweichendes Aussehen. An den äusseren Blättern sind die Lappen gewöhnlich mehr oder weniger nach hinten gerichtet, an den inneren aber öfters mehr oder weniger abstehend, dabei auch etwas länger.

Der Endlappen der äusseren Blätter ist mehr oder weniger pfeilförmig und ganzrandig, an den inneren mehr ausgezogen, häufig gezähnt und ober-

halb der Seitenläppchen etwas zusammengezogen. Die äusseren Hüllschuppen sind — die äussersten etwas breiteren ausgenommen —, sehr schmal linealanzettlich bis schmal eirund-lanzettlich, etwas abstehend mit zurückgebogenen Spitzen.

Das Achänium ist von graugelblicher Farbe mit sehr schmaler und langer zylindricher Vorspitze. Abgesehen von der reichlichen Bezahnung der Blattlappen, bekommt diese Art durch ihre langestreckten schmalen Blätter eine sehr grosse Ähnlichkeit mit *T. scolopendrinum* Dahlst.

II. **Erythrocarpa** (Hand.-Mzztti) emend. Dahlst.

Plantæ sat magnæ et sat robustæ — parvæ v. minimæ graciles. Involucra mediocria — parva sæpe ± variegata. Squamæ exteriores late ovatæ — ovato-lanceolatæ sæpe sat magnæ ± acuminatæ adpressæ — laxe adpressæ v. lanceolato lineares ± recurvato-patentes, conspicue et late — anguste albo-marginatæ sub apice cornutæ v. corniculatæ, rarius callosæ v. fere ecorniculatæ, interiores vulgo cornutæ—corniculatæ. Flores ± pallide luteæ. Achenia brunneo-violacea—castanea v. rarius fulva apicem versus ± acute spinulosa pyramide angusta conico-cylindrica—cylindrica dimidiam — quartam partem achenii metiente.

Unter dem von HANDEL-MAZZETTI in seiner Monographie der Gruppe *Erythrocarpa* zugeteilten Arten sind meines Dafürhaltens nach Auslassung von *T. Schroeterianum* Hand.-Mzztti und der bei HANDEL-MAZZETTI kollektiven Art *T. obliquum* nur die Arten *T. calocephalum* Hand.-Mzztti, *T. Hoppeanum* Gris., das kollektive *T. lævigatum* Willd. und möglicherweise auch *T. sikkimense* Hand.-Mzztti in dieser Gruppe beizubehalten. Die zwei ersteren und *T. poliochlorum* Dahlst. neben einigen noch nicht genauer bekannten Formen vertreten eine Sippengruppe, deren Arten durch ihren gröberen und kräftigeren Wuchs, breite Blätter mit breiten Lappen, sehr breite und breit weissrandige, äussere Hüllschuppen und grosse Früchte erwähnenswert von den zu dem kollektiven *T. lævigatum* Willd. gehörigen Arten abweichen.

Die erstgenannten Arten dürften am zweckmässigsten in eine Untergruppe, die ich *Euerythrocarpa* hier benenne, vereinigt werden. Die kollektive Art *T. lævigatum* Willd. wie sie in der Monographie von HANDEL-MAZZETTI aufgefasst worden ist, umfasst unwiderleglich mehrere verschiedene Arten, von denen ich, was Skandinavien anbetrifft, 20 schon unterschieden habe. Ich vereinige hier alle diese sowie die hier unten beschriebenen *T. parnassicum* Dahlst. und *T. gracilens* Dahlst. in eine Untergruppe: *Erythrosperma,* zu der auch *T. pindicolum* (Bald.) Hand.-Mzztti gerechnet werden kann.

In seine Gruppe *Erythrocarpa* nimmt ferner HANDEL-MAZZETTI die drei Arten *T. sikkimense* Hand.-Mzztti, *T. Schroeterianum* Hand.-Mzztti und *T. obliquum* Fr. auf. Die ersterwähnte Art, die HANDEL-MAZZETTI in seiner Monographie auf eine Pflanze aus Tibet und Sikkim gegründet hat, weist mehrere Anklänge (z. B. betreffs der roten Früchte und der Hüllen) an die Gruppe

Erythrosperma auf und dürfte möglicherweise auch zu dieser Gruppe gerechnet werden können. (Andere von HANDEL-MAZZETTI als diese Art bestimmte Pflanzen gehören dagegen nicht hierher.)

Betreffs *T. Schroeterianum* Hand.-Mzztti (syn. *T. rhodocarpum* Dahlst.[1]) aber kann ich der Ansicht HANDEL-MAZZETTI's nicht beistimmen, als er diese Art in die Gruppe *Erythrocarpa* stellt. Sie unterscheidet sich nämlich von allen Arten dieser Gruppe durch so viele trennende Merkmale, dass sie gar nicht mit diesen in ein und derselben Gruppe vereinigt werden kann. Die ganze Pflanze bekommt durch die dunkelgrünen Blätter, die dunklen Hüllen, die an die Arten der Gruppe *Palustria* sehr lebhaft erinnern, und die dunkelgelben Blüten ein von den Arten der *Erythrocarpa* höchst abweichendes Gepräge. Die Früchte sind freilich rot, aber von einem anderen Farbenton als bei diesen und ausserdem von einer anderen Form.

Bis auf weiteres aber, bis man ihre systematische Stellung genauer erkannt haben wird, dürfte es vielleicht berechtigt sein, sie in der Gruppe *Erythrocarpa* zu behalten, dann aber wäre es geeignet für sie eine eigene Untergruppe zu bilden, um ihre Sonderstellung hervorzuheben.

Was endlich *T. obliquum* in dem Sinne HANDEL-MAZETTI's anbetrifft, so ist es äussert kollektiv. Es umfasst nämlich nicht nur die ursprüngliche Art, *T. obliquum* Fr., sondern nach den Bestimmungen HANDEL-MAZZETTI's und den von ihm angeführten Synonymen eine Mehrzahl mit dieser durchaus nicht verwandter Arten.

Der grösste Teil derselben besteht meines Erachtens aus Formen, die mit solchen verwandt sind, die ich hinsichtlich skandinavischer Arten zu meiner Gruppe *Dissimilia* gezählt habe. Die Arten dieser Gruppe besitzen graue oder graugelbe Früchte und scheinen eine mit der Gruppe *Erythrocarpa* parallele Gruppe zu bilden.

HANDEL-MAZZETTI rechnet ferner zu *T. obliquum* als Synonym *T. Gelerti* Raunk., das aber unwiderleglich dem Typus *T. officinale* Web. d. h. der Gruppe *Vulgaria* angehört. Keine einzige von allen diesen graufrüchtigen Arten kann in die Gruppe *Erythrocarpa* gestellt werden. Ausser den obengenannten Sippen nimmt jedoch HANDEL-MAZZETTI, wie die Synonymen angeben, hier auch einige zur Gruppe *Erythrocarpa* gehörige Sippen auf.

1. **Euerythrocarpa** Dahlst.

Plantæ magnæ—mediocres, sæpe sat robustæ. Involucra sat magna—mediocria, squamis exterioribus latis ± ovatis, ± adpressis—laxe adpressis. Achenia sat longa c. 4 mm., rostro duplo v. paullo ultra longiora. Folia late v. late et longe lobata.

---

[1] Acta Horti Bergiani. Band 4. N:o 2. 1907.

T. calocephalum Hand.-Mzztti, emend. Dahlst.

Fig. 10—11. — Taf. I, 34—40.

Syn.: *T. calocephalum* Hand.-Mzztti. p. p.

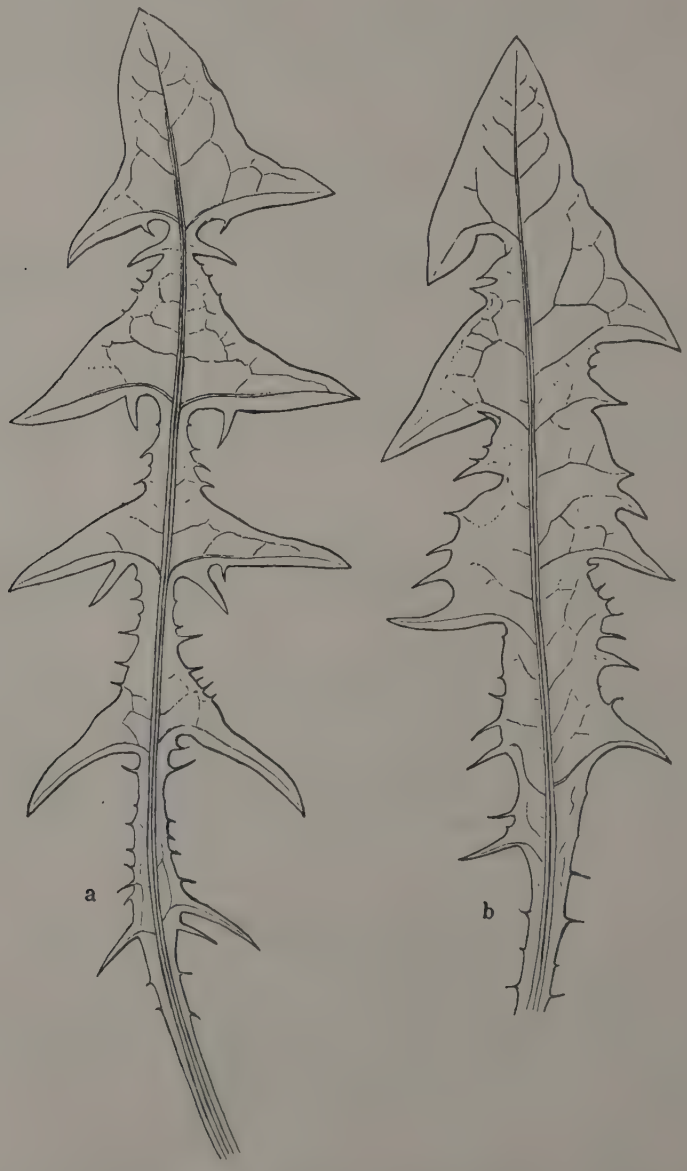


Fig. 10. *T. calocephalum* Hand.-Mzztti, emend. Dahlst. a. Inneres; b. mittleres Blatt von dem Originale des HANDEL-MAZZETTI aus Kalampaka. Nat. Grösse.

Planta mediocris—sat magna. Folia obscure olivaceo-viridia in nervo dorsali præsertim parce—sparsim pilosa, cæterum glabra, late lanceolata—oblongo-lanceolata, exteriora pauca subintegra — parce et breve lobata, intermedia lobis æqualibus nunc ± longis late—anguste deltoideis ± patentibus v. retroversis, acutis, integris v. inferioribus parce et acute dentatis, superne in interlobia brevia — sat longa et angusta, integra v. 2—3 dentata abeuntibus prædita, nunc brevioribus late deltoideis magis approximatis instructa, lobo terminali ± elongate triangulari-sagittato, parvo—sat magno vulgo integro, interiora ± obovato-lanceolata brevius lobata, lobo terminali majore sæpe sat magno ± ovato- v. triangulari-sagittato (breve) acuto, nervo mediano pallido v. basi levissime fusco-violaceo. Scapi foliis longiores, basi leviter fusco-violascentes v. fusco-virides, apicem versus ± colorati v. rarius ± violascentes, parce pilosi v. in statu juvenili apicem versus ± araneoso-pilosi, post anthesin parum v. vix reflexo-curvatæ. Involucrum c. 12—13 mm. longum, c. 10 mm. latum, pulchre variegatum, basi ovato-truncata. Squamæ exteriores late ovatæ—ovato-lanceolatæ, supra medium interiorum adtingentes, subadpressæ v. laxe adpressæ, acuminatæ apice obtuso, latissime albido-marginatæ, sub apice breve corniculatæ v. callosæ, interiores latiusculæ e basi latiore ± lineares, sub apice obtuso ± violascente corniculatæ—breve cornutæ. Calathium 35—40 mm. diametro, sat plenum, ± convexum. Stylus c. stigm. virescens, siccus sat nigrescens. Antheræ polliniferæ. Achenium rubro-violascens, c. 4 mm. longum, c. 1 mm. latum, superne acute et anguste spinulosum cæterum ± tuberculatum,

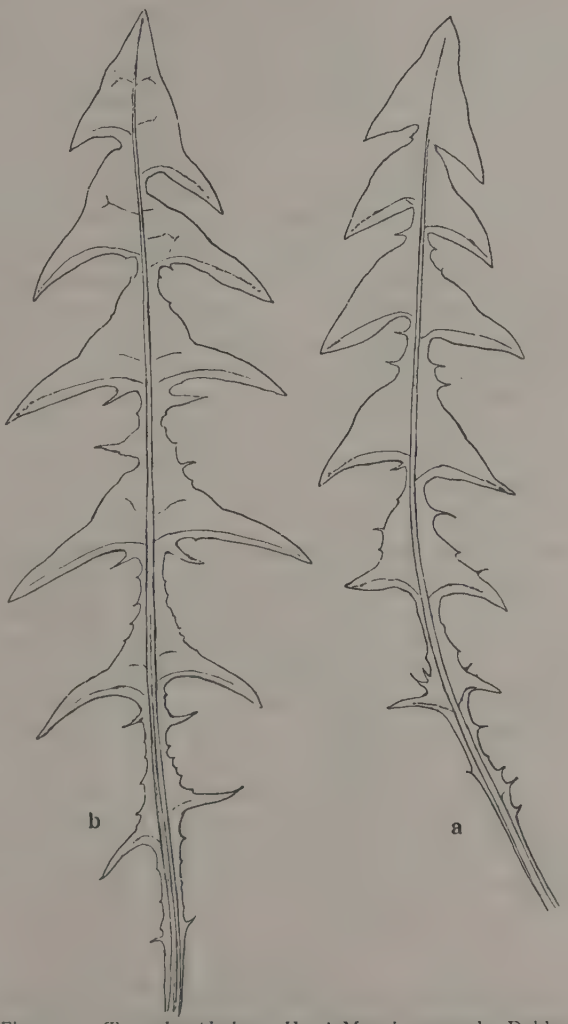


Fig. 11. *T. calocephalum* Hand.-Mzztti, emend. Dahlst. a. Mittleres; b. inneres Blatt einer kultivierten Pflanze aus Früchte aus Phokis aufgezogen. Nat. Grösse.

in pyramiden cylindricam c. 1,5 mm. longam inferne sæpe bispinulosam subsensim abiens. Rostrum 8—9 mm. longum.

Græcia: Thessalia, Kalampaka, Hagios Stephanos in fauce Karawa (P. SINTENIS: Iter thessalum 1896. n. 182. s. n. *T. officinalis γ. alpini* Koch. — Spec. orig. *T. calocephali* Hand.-Mzztti). B., L. — Phokis: in horto Bot. Upsaliensi annis 1924—1925 e fructibus a cl. G. SAMUELSSON in monte Parnasso lectis educatum etiamque anno 1925 in Horto Bergiano ad Stockholm e fructibus ex H. Bot. Ups. sumptis cultum. U., St.

Unter dem Namen *T. calocephalum* führt HANDEL-MAZZETTI in ein und derselben Art mehrere Sippen auf, die nicht mit einander verwandt sind. Nur die von ihm angeführte Pflanze aus Thessalien (Kalampaka) scheint am nächsten seiner Beschreibung zu entsprechen. Ich halte es somit für das geeignetste, nur für diese Pflanze den Namen beizubehalten.

Diese Pflanze ist im botanischen Garten zu Upsala und nachher auch im Bergianischen botanischen Garten in Stockholm aus Früchten, die G. SAMUELSSON im Jahre 1921 in Griechenland erbeutete, kultiviert worden und hat sich vollständig konstant erhalten. Sie stimmt in allen wesentlichen Merkmalen besonders betreffs der Hüllen und Früchte mit dem Original HANDEL-MAZZETTI's überein.

Die Blätter sind meist nur ein wenig tiefer gelappt mit schmäleren Lappen als bei der obenerwähnten thessalischen Pflanze, die an einem etwas schattigen Standort gewachsen zu sein scheint.

Die Art zeichnet sich durch ihren groben und kräftigen Wuchs, ihre grossen teifgelappten Blätter mit langen, sehr breiten und spitzen Lappen, ihre breiten, breit weissrandigen, angedrückten oder schief aufwärts gerichteten äusseren Hüllschuppen und ihre sehr grossen roten, mit einer schmalen, cylindrischen Vorspitze versehenen Früchte aus, die nicht selten die halbe Grösse des Acheniums erreichen.

Sie ist unzweifelhaft mit *T. Hoppeanum* verwandt, mit dem sie betreffs der Hüllen und der grossen roten Früchte eine sehr grosse Ähnlichkeit besitzt, von dem sie jedoch abweicht durch ihre kräftigeren und längeren Blätter und eine ganz andere Form der Blattlappen.

T. poliochlorum Dahlst. n. sp.

Fig. 12. — Taf. I, 41—43.

Folia canescenti-viridia (poliochlora), supra glabra—subglabra, subtus præsertim in nervo dorsali sæpe leviter pilosa (nonnulla sæpe in pagina superiore passim et indistincte maculis parvis fusco-purpureis adspersa) exteriora obovata—elliptica integra ± denticulata v. elongate obovata, lobis paucis latis deltoideis—triangularibus integris v. inferioribus in margine superiore ± dentatis, lobo terminali lato ovato-sagittato obtuso, intermedia magis magisque obovato-lanceolata v. vulgo lanceolata lobis approximatis deltoides sæpe subhamatis—triangu-

laribus sat brevibus—mediocriter longis, integris v. in margine superiore (interdum etiam in inferiore) ± crebre dentatis, lobo terminali triangulari—rhomboideo v. hastato integro v. subintegro, breve acuto, interiora v. plurima angustiora, lobis angustioribus deltoideis acutis crebrius denticulatis ± approximatis v. interlobiis

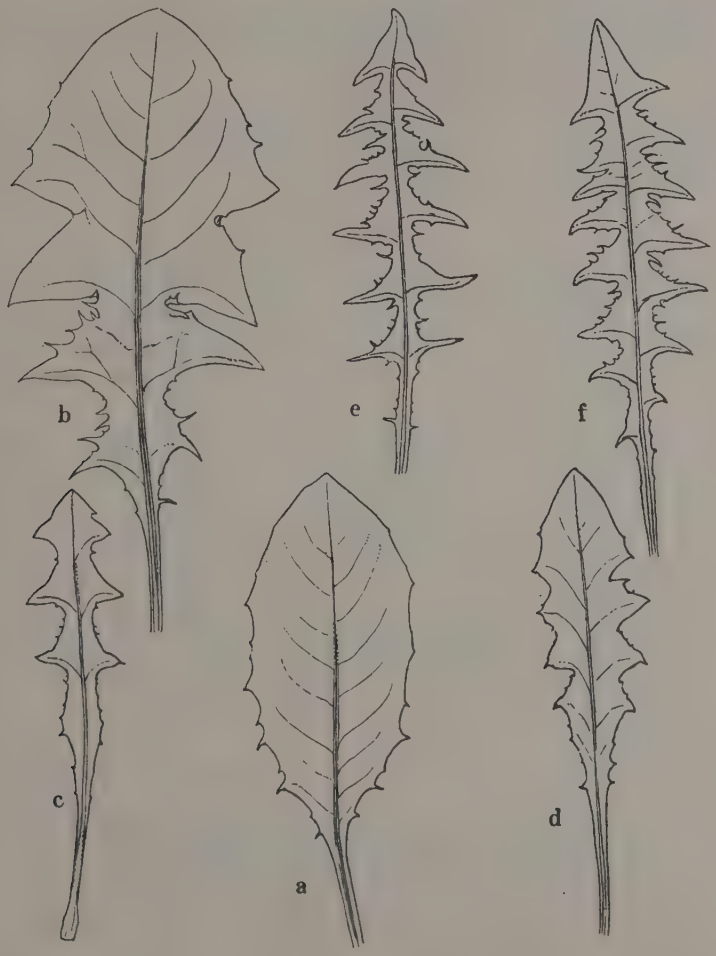


Fig. 12. *T. poliochlorum* Dahlst. a. Äusseres, b. mittleres Blatt einer im Mistbeete im bot. Garten in Upsala kult. Pflanze; c. mittleres Blatt einer jüngeren Pflanze; d. äusseres Blatt, e. und f. mittlere Blätter einer in Freiem kult. Pflanze. (Phokis, Parnassos) Nat. Grösse.

brevibus ± dentatis sejunctis, lobo terminali ± hastato-sagittato sæpe longiore, integro, acuto, petiolis ± angustis, ± violascentibus, nervo mediano superne sæpius ± violascente. Scapi folia æquantes v. iis longiores, basi colorati, subglabri, superne sparsim araneoso-pilosi. Involucrum parvum ad 10 mm. longum, olivaceo-viride, basi ± ovata. Squamæ exteriores laxe adpressæ—erecto-patentes apice recurvæ anguste ovato-lanceolatæ, obtuse acuminatæ, obscure olivaceo-virides et sæpe ± violascentes, conspicue albo-marginatæ, sub apice ±

purpureo corniculatæ v. breve cornutæ, interiores dilutiores ± lineares, sub apice ± colorato ± corniculatæ—breve cornutæ. Calathium c. 25—30 mm. diametro. Ligulæ læte luteæ, marginales extus stria rubro violacea notatæ. Antheræ polliniferæ. Stylus cum stigm. ± virescens. Achenium c. 4 mm. longum, c. 1 mm. latum, superne anguste et acute spinulosum, cæterum ± tuberculatum, in pyramiden 1 (—1,5) mm. longam anguste conico cylindricam sensim abiens, rubro-violaceum. Rostrum c. 8 mm. longum.

Græcia: Phokis: in Horto Bot. Upsaliensi e fructibus in monte Parnassos supra Delphi a cl. G. SAMUELSSON anno 1921 lectis annis 1924—1925. cultum. St.

T. poliochlorum Dahlst. bekommt durch seine eigentümlich ins graugrüne spielenden Blätter ein sehr auffallendes Gepräge. Die Blätter sind übrigens schmal gestielt, sehr gleichförmig gelappt und mit schmalen bis ziemlich breiten deltaförmigen, etwas abstehenden, am oberen Rande mehr oder weniger feingezähnten Lappen versehen. Die Endlappen derselben sind triangular-spiessförmig.

Die zuerst entwickelten Blätter sind mehr oder weniger ganzrandig, schmal bis etwas breit oval, die darauf folgenden etwas schmäler, breit gelappt mit sehr grossen eirund-spiessförmigen Lappen. Derartige Blätter, die meist in der Blütezeit verwelkt sind, kommen am häufigsten bei kultivierten Pflanzen vor. Diese Blätter gehen allmählich in die inneren schmäleren und vielgelappten Blätter über.

Die Hülle ist etwas dunkel grün mit aufwärts gerichteten, an der Spitze etwas zurückgebogenen, schmal weissrandigen, etwas stumpfen äusseren Hüllschuppen, die häufig am Rande und an der Spitze rötlich angehaucht sind. Öfters sind unter der Spitze sowohl an den äusseren, als auch an den inneren Hüllschuppen deutliche Höcker vorhanden.

Das Achenium ist sehr gross, braunrot, häufig etwas grösser als bei *T. calocephalum* Hand.-Mzztti.

Die Sippe stellt gewissermassen einen Übergang zu *Erythrosperma* dar, an dessen Arten sie durch ihren zarteren Wuchs etwas erinnert, von dem sie aber durch die breiteren Blätter und Blattlappen und vor allem durch die grösseren Achänien sehr abweicht.

2. **Erythrosperma** Dahlst.

Plantæ minutæ — parvæ v. mediocres plerumque graciles. Involucra parva—mediocria, squamis exterioribus ± ovatis—ovato-lanceolatis ± adpressis—lanceolatis v. linearibus cornutis—corniculatis v. solum callosis, in squamis angustis sæpius fere ecallosis. Achenia parva—mediocria. Folia plerumque angustius lobata v. lobis linearibus ± laciniata.

— **T. parnassicum** Dahlst. n. sp.

Fig. 13. — Taf. I, 44—46.

Folia læte viridia, glabra, exteriora et intermedia latius—angustius oblongo-lanceolata, crebre et profunde lobata, lobis sat longis latiusculis—angustis deltoideis—sublinearibus ± obtusiusculis—breve acutis dorso præsertim ad basin ± convexo, ± recurvatis, apicibus haud raro subresupinatis, ± acutis (mucronatis), vulgo integris, interlobiis ± angustis, inferioribus sat longis, sæpe subulato-dentatis, superioribus brevibus, lobo terminali, triangulari-sagittato brevi et ± lato, acuto v. haud raro marginibus convexis ± acuminato, interiora latiora,

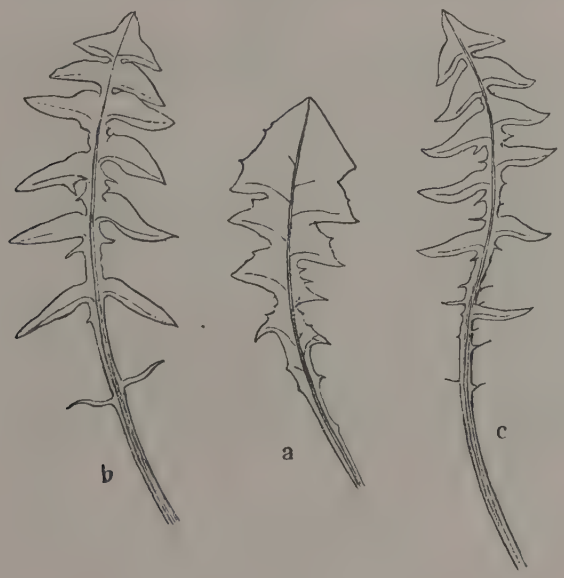


Fig. 13. *T. parnassicum* Dahlst. a. Äusseres, b. mittleres und c. inneres Blatt einer von Früchten aus Phokis, Parnassos kult. Pflanze. Nat. Grösse.

± obovato-oblonga, lobis latioribus deltoideis ± denticulatis, interlobiis nullis, lobo terminali ± lato majore, omnia ± anguste petiolata, petiolis superne sæpe ± subulato-dentatis v. denticulatis, ± obscure violascentibus, nervo mediano pallido (saltim p. max. p.). Scapi florendi tempore quam folia breviores glabri, sub involucro parce araneoso pilosi, præsertim superne ± fusco-violascentes. Involucrum 10—11 mm. longum, ± atroviride, basi ± ovato-truncata. Squamæ exteriores ± anguste triangulares — ovato-triangulares, in apicem obtusum — obtusiusculum sensim contractæ, vix v. angustissime albo-marginatæ, sæpe in marginibus apiceque leviter violascentes, cæterum obscure atro-violascentes, erecto-patulæ, ecorniculatæ et fere ecallosæ, interiores latiuscule lineares, sub apice obtuso callosæ v. ecallosæ, singulæ breve corniculatæ. Calathium c. 30 mm. diametro, subradians. Ligulæ læte luteæ, breves, interiores canaliculatæ,

marginales subcanaliculatæ, extus stria purpureo-violacea notatæ. Stylus c. stigm. ± virescens, siccus ± atrovirens, sat excedens. Antheræ polline carentes. Achenium 2,7—3 mm. longum, c. 0,7—0,8 mm. latum, superne acute et anguste spinulosum cæterum ± tuberculatum v. inferne læve, superne in pyramiden 0,75—0,8 mm. longam anguste cylindricam sæpe bispinulosam sat cito abiens. Rostrum c. 7,5 mm. longum.

Græcia: Macedonia, Üsküb in aridis montis Vodno, pr. Gornje-Vodno (J. BORNMÜLLER, Plantæ Macedoniæ n. 4352, s. n. *T. lævigati*, leg. et det. J. BORNMÜLLER (p. p.)), B. — Phokis: in Horto Botanico Upsaliensi e fructibus a cl. G. SAMUELSSON anno 1921 in monte Parnassos lectis annis 1924—1925 educatum. St.

Diese Art erinnert hinsichtlich der Hüllen sehr an *T. brachyglossum* Dahlst. unter den skandinavischen Arten, ist aber von derselben sehr verschieden durch die Farbe der Blüten und die Blattform.

Die Blätter sind langgestielt mit etwas breiten, oft nur schwach violettfarbigen Stielen. Sie sind schmäler oder breiter länglich mit sehr langen an der Spitze etwas aufwärts gebogenen nicht sehr breiten Lappen, die am oberen mehr oder weniger konvexen Rande ungezähnt oder seltener etwas gezähnt sind. Die Endlappen sind kurz und breit, häufig oberhalb der Seitenlappen etwas zusammengezogen. Die äusseren Blätter sind mehr oder weniger spatenförmig mit grösseren und breiteren etwas stumpfen Endlappen.

Die Hüllen sind dunkel grün, mehr oder weniger rötlich angelaufen. Die äusseren Hüllblätter sind schmal eirund-lanzettlich, ziemlich abgestumpft, häufig kräftig violett gefärbt, mit einem schmalen weissen Rande versehen und schlaff angedrückt. Häufig fehlen ihnen die Höcker oder sie sind nur angedeutet.

T. gracilens Dahlst. n. sp.

Fig. 14. — Taf. I, 47—49.

Folia læte gramineo-viridia, elongata, multilobata, lobis deltoideis—triangularibus superioribus approximatis inferioribus ± distantibus, deorsum decrescentibus, patentibus, acutis, summis integris, inferioribus ± acute et sat longe dentatis — subulato-dentatis, interlobiis ± angustis ± longe dentatis sejunctis, lobo terminali sat parvo — mediocri ± hastato-triangulari sæpe trisecto, lobulis lateralibus sæpe patentibus et lobulo apicali acutis, integris; petiolis angustis, obscure violascentibus nervoque mediano inferne leviter v. vix colorato superne pallido. Scapi folia superantes, glabri, ± colorati. Involucrum sat longum, angustum olivaceo-viride, sæpe ± pruinosum. Squamæ exteriores ± reflexo-patentes lineares — lineari-lanceolatæ, sat longæ, anguste albomarginatæ, dilutiores quam interiores, sub apice ± colorato conspicue cornutæ, interiores ± lineares sub apice ± cornutæ. Calathium c. 35 mm. diametro, sat radians. Ligulæ læte luteæ, marginales extus stria fusco-purpurea notatæ. Stylus cum stigm. virescens. Achenium angustum, obscure rubro violacum, c. 3,2 mm.

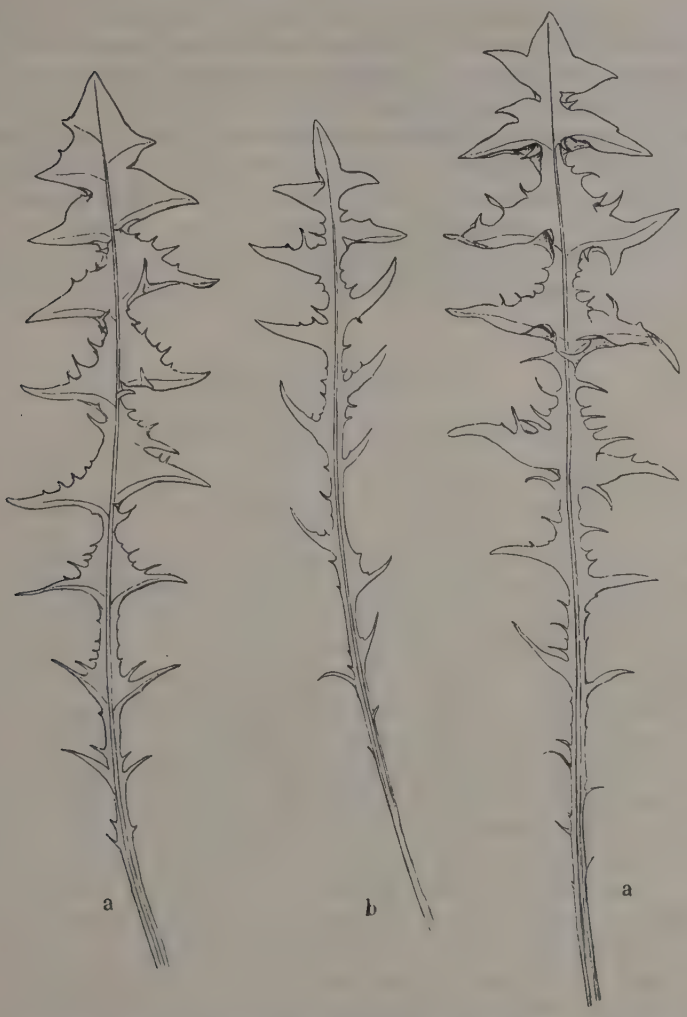


Fig. 14. *T. gracilens* Dahlst. a. Mittlere Blätter, b. inneres Blatt einer von Früchten aus Phokis, Delphi, kult. Pflanze. Nat. Grösse.

longum, 0,9 mm. latum, superne acute et anguste spinulosum inferne ± tuberculatum in pyramiden 0,8—0,9 mm. longam bispinulosam cylindricam abiens. Rostrum c. 7,5 mm. longum.

Græcia: Phokis: in Horto Botanico Upsaliensi annis 1924—1925 e fructibus a cl. G. SAMUELSSON anno 1921 in monte Parnassos supra Delphi lectis educatum. St.

T. gracilens Dahlst. stimmt sowohl in der Tracht, als auch betreffs der kleinen und schmalen braunvioletten Achänien am besten mit der Mehrzahl der schwedischen Arten von *Erythrosperma* überein.

Mit Bezug auf die Blätter hat diese Art eine sehr grosse Ähnlichkeit mit *T. proximum* Dahlst., die Lappen sind aber in der Regel schmäler, stehen dichter und besitzen gewöhnlich einen mehr geraden oberen Rand als die genannte Art. Der Endlappen ist spiessförmig-triangulär, und die Läppchen sind spitzer als bei *T. proximum* Dahlst. Die äusseren Hüllschuppen sind heller als die inneren, sehr schmal, etwas abstehend mit rückwärts gerichteten Spitzen, schmal aber deutlich weissrandig und haben wie die inneren kurze, aber deutliche Höcker unter der purpurfarbigen Spitze, alles im Gegensatz zu *T. proximum* Dahlst. Hinsichtlich der schmalen und zarten Blattstiele erinnert *T. gracilens* sehr an *T. rubicundum* Dahlst.

Species incertæ sedis.

T. lobulatum Bornm. & Dahlst. n. sp.

Fig. 15. — Taf. I, 50—54.

Exsicc: *T. lobulatum* J. Bornmüller: Iter persico-turcicum 1892—93. N:o 5134.

Folia læte viridia, glabra v. subtus in nervo dorsali interdum ± pilosa, sat multiloba, pinnato-partita v. pinnatifida, lobis patentibus, linearibus v. elliptico-suborbicularibus basi sæpe angustatis, in fol. exterioribus anguste triangularibus, obtusiusculis v. obtusis, rarius subacutis, longioribus — brevioribus, interlobiis vulgo angustis, edentatis v. parce dentatis, perbrevibus — mediocriter longis, lobo terminali in fol. exterioribus brevi, latiusculo, hastato, lobulis lateralibus perbrevibus, in fol. intermediis et interioribus longiore — longissimo hastato, lobulo apicali elongato sæpe sat angusto integro v. basi parum dentato lobulis lateralibus, mediocribus — brevibus, sæpe sat angustis; petiolis roseo-violascentibus, nervo dorsali subtus sæpe ad medium ± colorato. Scapi folia æquantes v. iis longiores, glabri v. ± pilosi, sub involucro ± dense albido-pilosi, p. max. p. ± colorati. Involucrum breve, crassiusculum, 9—10 mm. longum, olivaceo-viride ± pruinosum, basi ± truncata. Squamæ exteriores subadpressæ, anguste — late ovatæ, acuminatæ, acumine ± violascente, ± albido marginatæ, exteriores sæpe in margine grosse dentatæ, sub apice corniculatæ — breve cornutæ, interiores latiusculæ, lineari-lanceolatæ, sub apice violascente corniculatæ — anguste cornutæ. Calathium parvum 30—35 mm. diametro. Ligulæ flavæ, marginales extus stria dilute roseo-violacea notatæ. Stylus c. stigm. brevis, fusco-hispidulus. Antheræ polline carentes. Achenium c. 3,5 mm. longum, vix 1 mm. latum, superne anguste et acute spinulosum, inferne ± tuberculatum, in pyramiden c. 1 mm. longam conico-cylindricam basi ± spinulosam sensim abiens. Rostrum c. 5 mm. longum.

Persia: Prov. Yesd in collibus regionis aridæ inter Yesd et Tast c. 1600 m. s. m. (J. BORNMÜLLER: Iter persico-turcicum 1892—1893 n. 5134. *T. lobulatum*, ab cl. HANDEL-MAZZETTI ut *T. Wallichii* determinatum), H.

Turkestania: Taschkent (In Horto Botanico Bergiano annis 1904—1906 e fructibus spontaneis ad Taschkent lectis, ab Horto Bot. Tifliensi distributis

educatum). St. — Syr-Darja Gub. Taschkent, Arasan, 8500—9000′ (V. BORODIN et KALLISTOW, Iter Angrenense 1909, u. 222). WU. — Pamir zwischen Kara-zu und dem Pamirposten (Plantæ Fedtschenkoanæ Turkestaniæ), WU. — In palude ad Pamirsky, Post Pamir, 3800 m. (OLUFSENS anden danske Expedition i Centralasien 1898—1899). B. — Turkestania chinensis: declivitas australis jugi montium Tianschan, am Eingange im Dschonart-Tal (H. MESSBACKER, Iter Tianschanicum 1903, n. 778), WU.

Unter der Benennung *T. lobulatum* hat J. BORNMÜLLER eine Art, doch ohne Beschreibung, ausgeteilt, deren sehr geeigneten Namen ich hier auf-

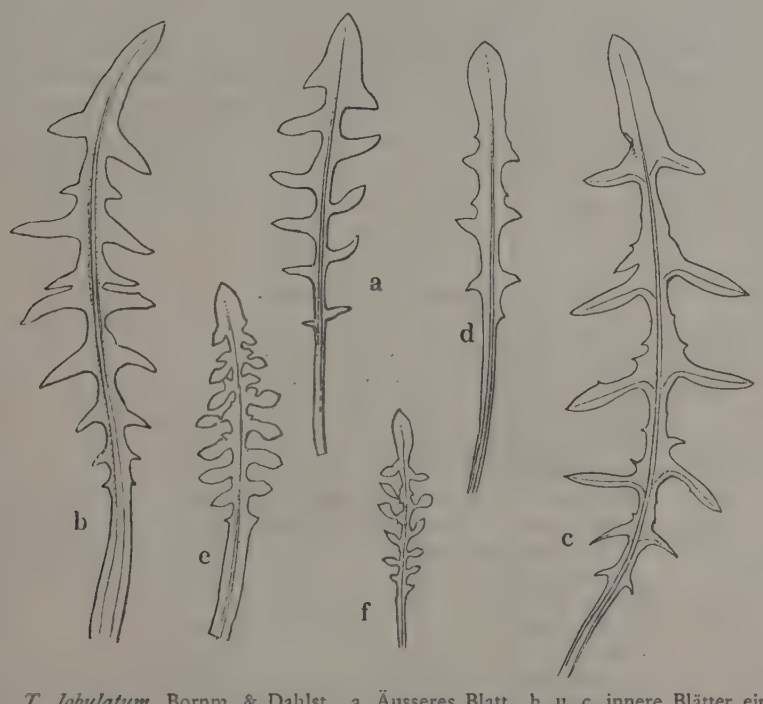


Fig. 15. *T. lobulatum* Bornm. & Dahlst. a. Äusseres Blatt, b. u. c. innere Blätter einer von Früchten aus Taschkent im Bergianischen bot. Garten kult. Pflanze; d. inneres Blatt einer jungen Pflanze; e. und f. Innerblätter von dem Original aus Persien, Yesd.

genommen habe. In seiner Monographie vereinigt HANDEL-MAZZETTI, meiner Ansicht nach mit Unrecht, diese Art mit *P. Wallichii* Hand.-Mzztti. Im Vergleich zu dem Original dieser Art, weist *T. lobulatum* sowohl in der Tracht, als auch in der Fruchtfarbe und den ganz anders gestalteten Blätter so erhebliche Verschiedenheiten auf, dass es gar nicht mit jener vereinigt werden kann.

Die Beschreibung ist teils nach den Originalexemplaren BORNMÜLLER's aus Jesd in Persien (BORNMÜLLER: Iter persico-turcicum n:o 5134), teils nach Pflanzen, die ich im Bergianischen botanischen Garten in Stockholm aus spontanen Früchten aus Taschkent gezüchtet habe, gemacht worden. Ich vermutete

schon damals, dass die Art neu für die Wissenschaft wäre, hatte aber zu dieser Zeit keine Gelegenheit, meine Annahme zu bestätigen.

Die kultivierte Pflanze ist betreffs Hüllenbau und Blütenfarbe dem Original aus Persien vollkommen ähnlich, unterscheidet sich von demselben nur darin, dass sie grössere Blätter mit entfernt stehenden linearen bis linear-lancettlichen Lappen besitzt, wärend dem Original Blätter mit dichter stehenden kürzeren, fast ovalen Lappen eigen sind.

Die Art zeichnet sich besonders durch sehr helle Blütenfarbe aus, durch die anfangs etwas eingerollten, später flachen Randblüten, durch die tief eingeschnittenen Blätter mit mehr oder weniger entfernt stehenden Lappen, die mehr oder weniger stumpf oder sogar rundlich abgestumpft und von linear-lancettlicher bis fast ovaler Form sind, durch die eirund-lancettlichen, angedrückten äusseren Hüllschuppen, die mehr oder weniger breit weissrandig sind, von denen die äussersten häufig grobgezähnt und unter der Spitze mit sehr hervortretenden Höckern versehen sind. Von ihrer systematischen Stellung habe ich mir noch keine endgültige Auffassung gebildet.

Namenverzeichnis.

S.

Leontodon minimum Brig. 16
Taraxacum *aleppicum* Dahlst. n. sp. 14
» *Apollinis* Dahlst. n. sp. 4
» bithynicum DC. 3
» brachyglossum Dahlst. 30
» *delphicum* Dahlst. 9
» *calocephalum* Hand.-Mzztti, emend. Dahlst. 24
» **Erythrocarpa** Hand.-Mzztti, emend. Dahlst. 22
» **Erythrosperma** Dahlst. 28
» **Euerythrocarpa** Dahlst. 23
» Gelerti Raunk. 23
» glaucanthum (Led.) DC. 3
» *gracilens* Dahlst. n. sp. 30
» *græcum* Dahlst. n. sp. 6
» *hellenicum* Dahlst. n. sp. 11
» Hoppeanum Gris. 22
» lævigatum Willd. 23
» *lobulatum* Bornm. & Dahlst. n. sp. 32
» megalorrhizum Forsk.; Hand.-Mzztti. 3
» *mininum* Guss. 16
» monochlamydeum Hand.-Mzztti. 23
» obliquum Fr. 22
» obovatum (Willd.) DC. 4
» *parnassicum* Dahlst. n. sp. 29
» pindicolum (Bald.) Hand.-Mzztti. 22
» *poliochlorum* Dahlst. n. sp. 26
» proximum Dahlst. 32
» rhodocarpum Dahlst. 23
» rubicundum Dahlst. 32
» **Scariosa** Hand.-Mzztti, emend. Dahlst. 3

S.

Taraxacum Schroeterianum Hand.-Mzztti. 23
» *scolopendrinum* Dahlst. n. sp. 19
» sikkimense Hand.-Mzztti. 21
» *Sintenisii* Dahlst. n. sp. 21
» Wallichii DC; Hand.-Mzztti. 3

Litteraturverzeichnis.

Dahlstedt, H., Über einige im Bergianschen botanischen Garten in Stockholm kultivierte Taraxaca. — Acta Horti Bergiani. Bd 4. N:o 2. 1907.

——, De svenska arterna av släktet Taraxacum. I Erythrosperma, II Obliqua. Med Tafl. 1—11, 23 textfigurer och 22 kartor. — Acta Floræ Sueciæ, Band I, 1921. Utg.: Föreningen Sveriges Flora.

Gussone, J., Floræ siculæ Synopsis. Vol. II pars I. Neapoli 1843.

Handel-Mazzetti, H., Monographie der Gattung Taraxacum. — Aus dem bot. Institute der K. K. Universität Wien 1907.

——, Nachträge zur Monographie der Gattung Taraxacum. Sonderabdruck aus der Österreichischen Botanischen Zeitschrift. Jahrg. 1923.

Tafelerklärung.

Tafel I.

1—4. *T. Apollinis* Dahlst. n. sp.

1. Randblüte von unten und oben gesehen ×2.
2. Äussere Hülle von unten gesehen ×1.
3. Äussere und innere Hüllblätter ×3.
4. Achänium ×10.

5—10. *T. græcum* Dahlst. n. sp.

5. Randblüte von unten und oben gesehen ×2.
6. Äussere Hülle von unten gesehen ×1.
7. Äusseres Hüllblatt und 8. inneres Hüllblatt ×3.
9. Hülle ×1.
10. Achänium ×10.

11—15. *T. delphicum* Dahlst. n. sp.

11. Randblüte von unten und oben gesehen ×2.
12. Äussere Hülle von unten gesehen ×1.
13. Äusseres Hüllblatt und 14. inneres Hüllblatt ×3.
15. Achänium ×10.

16—19. *T. hellenicum* Dahlst. n. sp.

16. Randblüte von unten und oben gesehen ×2.
17. Äusseres, 18. inneres Hüllblatt ×3.
19. Achänium ×10.

20—22. *T. aleppicum* Dahlst. n. sp.

20. Äusseres, 21. inneres Hüllblatt ×3.
22. Achänium ×10.

23—26. *T. minimum* Guss.

23. und 24. Äussere Hüllblätter ×3.
25. Inneres Hüllblatt ×3.
26. Achänium ×10.

27—30. *T. Sintenisii* Dahlst. n. sp.

27. und 28. Äussere Hüllblätter ×3.
29. Inneres Hüllblatt ×3.
30. Achänium ×10.

31—33. *T. scolopendrinum* Dahlst. n. sp.

31. Äusseres und 32. inneres Hüllblatt ×3.
33. Achänium ×10.

34—40. *T. calocephalum* Hand.-Mzztti, emend. Dahlst.

34. Randblüte von oben und 35. von unten gesehen ×2.
36. Äussere Hülle von unten gesehen ×1.
37. Äusseres und 38. inneres Hüllblatt ×3.
39. Achänium ×10.
40. Hülle ×1.

41—43. *T. poliochlorum* Dahlst. n. sp.

41. Äusseres und 42. inneres Hüllblatt ×3.
43. Achänium ×10.

44—46. *T. parnassicum* Dahlst. n. sp.

44. Äusseres und 45. inneres Hüllblatt ×3.
46. Achänium ×10.

47—49. *T. gracilens* Dahlst. n. sp.

47. Äusseres und 48. inneres Hüllblatt ×3.
49. Achänium ×10.

50—54. *T. lobulatum* Bornm. & Dahlst. n. sp.

50. Blütenkorb von einer aus Taschkent kult. Pflanze ×1.
51. Randblüte von oben und unten gesehen ×4.
52. Äussere Hüllblätter ×3.
53. Inneres Hüllblatt ×3.
54. Achänium ×10.

Th. Ekblom pinx.

1—4 T. APOLLINIS Dahlst. n. sp. 5—10 T. GRÆCUM Dahlst. n. sp. 11—15 T. DELPHICUM
MINIMUM Guss. 27—30 T. SINTENISII Dahlst. n. sp. 31—33 T. SCOTOPENTHENUM Dahlst. n.
44—46 T. PARNASSICUM Dahlst. n. sp. 47—49 T. GRACILENS Dahlst. n. sp. 50—54 T. LOBU

G. Tholander lith., Stockholm.

. st. 15—19 T. HELLENICUM Dahlst. n. sp. 20—22 T. ALEPPICUM Dahlst. n. sp. 23—26 T. —40 T. CALOCEPHALUM Hand.-Mzztt. emend. Dahlst. 41—43 T. POLIOCHLOKUM Dahlst. n. sp. Bornm. & Dahlst. n. sp.

2. Zur Artbildung in der freien Natur.

Von

ERNST ALMQUIST.

Professor emeritus.

Mit 6 Bildern im Text.

I. Artbegriff. Genotypische Grundregeln.

1. **Art und Varietät nach Linné.** Die Arten sind Einheiten, die von der Natur selbst begrenzt worden sind. Eine immense Arbeit und viel Scharfsinn waren erforderlich, um die zahlreichen Einheiten der Natur aufzusuchen und die constanten Merkmale jeder Einheit festzustellen. In unserer Zeit ist von authorativer Seite die Behauptung verbreitet worden, dass die Linnéschen Arten willkürlich seien. Dieser Irrtum wurzelt darin, dass LINNÉS durch Jahrzehnte fortgesetzte, umfassende Culturen von wilden Pflanzen in Vergessenheit geraten waren. Die Constanz sehr zahlreicher Arten und von vielen Kleinarten wurde von ihm durch Cultur bewiesen.

LINNÉ reserviert sich bezüglich der beschriebenen Arten gewisser Gruppen, besonders unter *Rosa, Salix* und den Pilzen (Species Plantarum). So ist er unsicher, ob die Natur wirklich *Rosa*arten gebildet hat. Was Art und Varietät bei den Pilzen ist, weiss der Botaniker nicht (Phil. Bot. p. 241). In der Tat sind die sog. kritischen Gruppen von verschiedener Natur. Die Salices sollen aus stets spaltenden Hybriden bestehen. Viele Collectivarten enthalten ein Wirrsal von constanten Kleinarten, z. B. *Capsella bursa pastoris*. Zwischen Art und Kleinart gibt es keine scharfe Grenze. In vielen Fällen bleibt es deshalb willkürlich, was als Art oder Kleinart gelten soll. Dieses hebt LINNÉ 1755 in Metamorph. Plant. p. 18 hervor. Selbst will er diejenigen Formen nicht als Arten anerkennen, die nur unbedeutende Differenzen zeigen.

In seinen Floren fasst Linné viele Arten bewusst zu Collectivarten zusammen. Ich führe aus Spec. Plant. folgende Beispiele an: *Fumaria bulbosa* α *cava*, β *intermedia*, γ *solida* (alle in Flora suec. 1755 p. 245 ausführlich beschrieben und für constant erklärt); *Betula Alnus* α *glutinosa*, β *incana; Primula veris* (α) *officinalis*, β *elatior*, γ *acaulis; Myosotis scorpioides* α *arvensis*, β *palustris; Rumex Acetosa* α, β, γ. Noch 1820 treffen wir bei WAHLENBERG gelegentlich dieselbe trinominale Bezeichnung: *Lychnis dioica* α *rubra silvest-*

ris, β *alba campestris*. Bei den angeführten Beispielen bezeichnet die Collectivart nur die Gruppe, nicht eine aparte Form. In anderen Fällen beschreibt er eine concrete Form als Hauptart und die zweite als Unterart: *Arnica montana* mit β *alpina; Ononis spinosa* mit β *»ramis inermibus»*. Die letzte Bezeichnung mit β etc. ist in den Floren bis jetzt häufig benutzt worden. Sowohl für die Kleinarten der Phanerogamen wie für die Bacterien ziehe ich LINNÉS und DE VRIES trinominale Bennung vor. Dabei gibt es wohl eine Collectivart oder einen Gruppennamen aber keine übergeordnete Hauptart. Jedoch die Natur ist unendlich vielförmig und beide Bezeichnungen können gewiss ihre Bedeutung haben. Ich habe früher LINNÉS species und JORDANS Kleinarten verglichen und den hohen Wert beider hervorgehoben. Weder Arten noch Kleinarten sind homologisch. Einige Kleinarten sind aus den Linnéschen Arten erzeugt worden (6 p. 97, 101).

Varietät ist nach LINNÉ eine zufällige, durch die Umwelt verursachte Veränderung, die in geeigneter Umgebung wieder zurückgeht. Durch Klima, Boden u. dgl. entsteht die Variation; ihre wahre Natur wird durch die classische Methode festgestellt: Cultura in diversissimo et vario solo (Phil. Botan. p. 100, 225). Anfangs hielt LINNÉ die constante Varietät für selten; 1751 hat er in den Genera *Mentha, Malva, Reseda, Geranium* und *Tanacetum* Formen mit krausen Blättern u. dgl. untersucht und samenrein gefunden (Plantæ Hybr. p. 24). Kurz darauf, 1755, werden die constanten Varietäten für »innumeræ» erklärt.

Die alte Lehre, dass alle Arten ursprünglich und unveränderlich seien, soll von ARISTOTELES stammen. Seitdem LINNÉ die Peloria studiert hatte, wird die Lehre bezweifelt, z. B. 1751 in Phil. Bot. p. 99. Nach Feststellung der Sexualität der Pflanzen arbeitete LINNÉ seine Theorie über Artbildung durch Kreuzung aus, die er in seinen Werken in den sechsiger Jahren oft besprach. Er kannte auch Formen, die immer neue Varietäten erzeugen, und vermutete, dass sie hybriden Ursprungs seien, z. B. cultivierte *Brassica*formen und die Hunderassen (Fundament. Fruct. 1762 p. 13). Oben erwähnten wir, dass LINNÉ unbedeutende Differenzen nicht als Artmerkmale anerkannte. Als solche führt er an: Color, Magnitudo, Sapor, Odor, Tempus, Hirsuties. Ebensowenig sind Monstrositäten und Krankheiten hierfür brauchbar. Die Peloria wollte er nicht als Art beschreiben, weil sie steril ist. Weiter betont er in Phil. Bot. p. 240, dass »levissimæ varietates» für System und Floren wertlos sind. Er zeigt dabei auf viele durch Cultur entstandene Varietäten: verschiedene Blütenfarbe bei *Tulipa, Pulsatilla, Dianthus, Primula,* verschiedene Obstbäume u.s.w. In der Literatur ist dieses oft fehlerhaft referiert. Ich habe die Frage in Sv. Bot. Tidskr. 1923, S. 523 beleuchtet. LINNÉS Beobachtungen über Mutanten und Flos luxurians werden in Cap. IV unten referiert.

LINNÉ beschrieb recht viele Kleinarten und kannte Varietäten von verschiedenem Wert. Seit JORDANS Hervortreten werden alle diese Formen mit Eifer untersucht und nach MENDEL analysiert. Ich führe ein Beispiel an. Tureson äussert 1922 in den Schlussfolgerungen: Material of a number of Linnean species, brought under culture, has revealed the presence of a considerable hereditary variation within each species (Genotypical Response). LINNÉ schon erkannte in gewissen Collectivarten sowohl Kleinarten, wie hy-

bride Producte; ich erinnere wieder an *Fumaria bulbosa* und *Brassica oleracea*. Er wollte die sterilen Pflanzen nicht als Arten anerkennen. Die ungeschlechtlichen Klone haben jedoch oftmals für die Vegetation eine grosse Bedeutung und können aus den Floren nicht ausgeschlossen werden, z. B. Formen von *Calamagrostis* und *Hieracium*. Die Natur strebt offenbar nach Constanz, ein Weg dafür ist vegetative Vermehrung ohne Befruchtung.

2. **Die Constanz und ihr Schutz.** ALEXIS JORDAN hielt 1873 in Lyon einen Vortrag über seine 30-jährigen Beobachtungen: Remarques sur le fait de l'existence en société, à l'état sauvage, des éspèces végétales affines. Der Vortrag wurde in der Verhandlungen der Association française pour l'avancement des sciences gedruckt und von CHEVALIER in Revue de Botan. appliquée 1923 mit einer Einleitung über JORDAN abgedruckt. Ich habe in der Literatur nie ein Referat über diesen Vortrag gelesen. Mehrere Irrtümer moderner Meister wurzeln in Unkenntniss von demselben.

JORDAN hat Arten aus verschiedenen Categorien aus allen Famlien cultiviert und in fast allen eine grössere oder kleinere Menge von zusammenlebenden Formen angetroffen, die zwar einander gleichen, jedoch in vielen Organen Verschiedenheiten aufweisen, die sich in der Cultur erhalten. Dieses gilt für gemeine und seltene Arten, sowohl in Frankreich wie anderswo. *Besonders betont* JORDAN, *dass die in der Natur zusammenlebenden Kleinarten sich gar nicht spontan kreuzen.* Er vermutet, dass eher mehr ungleiche Formen sich spontan kreuzen. In den Gärten, wo allerlei Formen gehäuft sind, herrschen andere Verhältnisse. JORDANS *Gesetz lautet also: im Freien zusammenlebende Kleinarten sind samenrein und kreuzen sich nicht spontan.*

Meine Erfahrung über schwedische *Capsella*formen stimmt mit dem Gesetz gut überein. Ich habe mehrere tausend Individuen aus zusammenlebenden Gruppen apart cultiviert und kaum Hybride getroffen. In meinen Culturen kreuzten sich schwedische Formen niemals. Arten aus Südfrankreich verhielten sich oft anders und kreuzten sich in meinen Culturen spontan sowohl mit einander wie auch mit schwedischen Rassen. Die Tatsache hat ihre Bedeutung. Davon unten näheres. *Geranium bohemicum* und *G. deprehensum*, die oft in grosser Anzahl zusammenwachsen, gehorchen auch JORDANS Gesetz. O. DAHLGREN hat die beiden künstlich gekreuzt, erhielt aber keine lebensfähigen Formen (Hereditas IV S. 239). Wie umfassend JORDANS Gesetz ist, wissen wir nicht. In folgenden und vielen anderen Collectivarten fand JORDAN nur samenreine Kleinarten: *Papaver dubium, Fragaria collina, Sedum Telephium, Asclepias Vincetoxicum, Crocus bulbocodium, Ornitogalum umbellatum, Stellaria media, Prunus spinosa, Sempervivum tectorum, Succisa pratensis, Artemisia campestris, Betonica officinalis, Tulipa silvestris, Allium oleraceum* (Breviar. Plant. nov. 1866 68). Es scheint, dass viele von denselben allogam sind. LINNÉ, JORDAN, DE VRIES cultivierten eifrig wilde Arten und fanden die Constanz vorherrschend. Wer die freie Natur beobachtet, findet dasselbe. Im Freien kann man Individuen derselben Art zu Tausenden untersuchen, ohne einen Hybrid zu finden. Bei höheren Pflanzen ist dieses Regel, ebenso wie bei Bakterien. Wie ist so etwas möglich, da so viele Arten allogam sind? Die Tatsache ist sicher, die Erklärung ist nur zum Teil erforscht.

Die Constanz erklärt sich in vielen Fällen dadurch, dass zahlreiche Arten, seltene sowie gemeine, einen aparten Standort nötig haben. Wenn die Arten derselben Gattung in verschiedenen Landesteilen leben und sich nie begegnen, ist die Isolation vollständig. In derselben Gegend kann auch ähnliches passieren. Eine Art gedeiht auf den Wiesen, andrere derselben Gattung im Walde, einige brauchen nassen, andere trockenen Standort u.s.w. Wer eine Pflanze sucht, fahndet zuerst nach ihrem Standort und findet in diesem mühelos die Pflanze. Sowohl höhere Pflanzen, wie Lichenen und sogar Bacterien sind in Bezug auf den Standort sehr wählerisch. Eine Art hat nicht nur den Wald nötig, sie kommt in demselben nur auf ganz besonderen Wuchsplätzen vor, die man wohl mit den Augen erkennt, aber nicht so leicht beschreiben kann. So auch bezüglich Berg, Hain, Wiese, Heide und Sumpf. Um die Ursache des Gedeihens zu erforschen, muss der Boden auch in der Tiefe des Standortes untersucht werden. — In der Cultur ist es anders, dort sind die Arten vor Concurrenz geschützt und finden sehr reichliche Nahrung. Auf cultiviertem Boden und im Schutthaufen, locis ruderatis, leben verwandte Arten oft zusammen ohne sich spontan zu kreuzen, ebenso die Jordanschen Kleinarten. Weshalb diese sich nicht kreuzen, ist meistens unerforscht. Diejenigen, die autogam oder apogam sind, oder eine verschiedene Blütezeit haben, werden dadurch geschützt.

Es ist selbstverständlich, dass unser Fuchs für eine constante Art gehalten werden muss, wenngleich er sich im hohen Norden mit dem weissen Fuchs mischt und dort neue Rassen bildet. Gelegentlich treffen sich Arten aus derselben Gegend oder nach Import aus fremden Ländern und erzeugen Kreuzungsproduchte. *Wenn die Hauptmasse constant bleibt, gehört jede sich sexuell fortpflanzende Art zu den Linnéschen Arten, wenn auch hier und da Hybride und Mutanten sich bilden.*

3. **Genotypische Grundregeln.** In seinem Werke Elemente der exacten Erblichkeitslehre schreibt JOHANNSEN wie folgt (1913 S. 627). Die moderne Bastardlehre hat den Rassebegriff umgestalten müssen. Nicht die genealogische Abstammung als solche, sondern Homozygotie ist der Prüfstein einer »reinen Rasse». Eine Rasse mag rein (homozygotisch) in Bezug auf gewisse massgebende genotypische Elemente sein, in Bezug auf andere aber nicht; absloute Rassenreinheit kommt wohl nur bei reinen Linien vor. Und die genotypische »Constanz» der reinen Rasse bleibt bestehen, bis die bisherige homozygotische Natur zerstört wird. Dies mag durch Kreuzung geschehen oder durch »Mutationen». Eine reine Linie ist der Inbegriff aller Individuen, welche von einem einzelnen, absolut selbstbefruchtenden homozygotischen Individuum abstammen. Das Verhalten reiner Linien muss die erste Grundlage für die Erblichkeitsforschung sein (S. 154).

JOHANNSENS Auffassung würdigt nicht genügend die Constanz der wilden Pflanzen. Die Vermutung, dass kaum andere als autogame Pflanzen homozygotisch bleiben können, streitet gegen eine umfassende Erfahrung. Leider ist der Zweifel an die herrschende Constanz tief in die moderne Literatur eingedrungen. Se behauptet z. B. SHULL, dass wir bei den alten Arten Übereinstimmung zwischen Habitus, sichtbaren Merkmalen und der inneren Constitution

vermissen. Die Species wären deshalb nur »quasi-natural»; die Biotypen der Genetiker sind dagegen natürlich. Nur dann und wann sollten diese Biotypen und die Species übereinstimmen (Species Concept. Amer. Journ. Bot. X, p. 227, 1923). Die Genetiker wollen neue Einheiten einführen, die auf inneren Eigenschaften begründet werden. Sehr gut, wenn diese besseren Einheiten einmal vorliegen. Species können diese nicht genannt werden. Dieser Name ist von den Linnéschen Arten in Anspruch genommen und diese werden einen Wert in allen Zeiten behalten. Der Prüfstein von sowohl Constanz wie Homozygotie bleibt der alte: Cultura in diversissimo et vario solo.

ILTIS analysiert den Genotypus und fast die Grundregeln zusammen. Der Genotypus, die Erbmasse, wird nicht als Ganzes vererbt. Es vererben sich vielmehr die selbständigen, trennbaren und frei kombinierbaren Anlagen der einzelnen Merkmale, die Gene, Faktoren. Die genotypische Unabhängigkeitsregel ist die Grundlage der Faktorentheorie. Ein Gen beeinflusst nicht nur *ein* Merkmal. Die Gene sind allseits wirkend, pleiotrop; das Merkmal ist nur die letzte perifere Auswirkung aller Gene. Die Art gleicht einem Kaleidoskopbild, das aus der Spiegelung bunter Glassplitter entsteht, und das durch Hinzukommen oder Ausfallen eines Splitters einen veränderten Gesammtcharacter erhält.

Bei den Diplonten sind die Faktoren für jede einzelne Eigenschaft während des vegetativen Lebens doppelt vorhanden, vom Vater und von der Mutter her. Bei Bildung der Geschlechtszellen trennen sich die beiden Erbanlagen jedes homologen Faktorenpaares, ohne dass sie einander auch nur irgendwie beeinflusst hatten, rein und unverändert voneinander. In den Geschlechtszellen, Gameten, ist für jede Eigenschaft nur ein Faktor vorhanden. Keimzellen können nie Bastardcharakter tragen, sie können nie unrein sein. Unreinheit ist erst die Folge der Verbindung von Gameten mit ungleichen Anlagen. Die »Regel von den reinen Spaltung der somatischen Doppelanlagen bei der Gametenbildung» kann kurz als Anlagenspaltungsregel bezeichnet werden. Ein monohybrider Bastard, *Aa*, hat 2 Sorten von Gameten, *A* und *a*; ein dihybrider, *Aa Bb*, 4 Sorten (*AB, Ab, aB, ab*) etc. (J. G. MENDEL, S. 252, 1924).

II. Studien über die Capsellaarten.

1. **Die Capsellaformen in der Literatur.** LINNÉ betont ausdrücklich, dass es die Art ist, die den Charakter gibt, und nicht das Merkmal, das die Art macht. Die Art ist von der Natur begrenzt worden und bedeutet eine konkrete Einheit, nicht eine Abstraction. Bei Beurteilung der *Capsella*formen ist diese Forderung von LINNÉ massgebend.

REUTERS *C. rubella*, 1852 aus Genève, ist eine gute Art. JORDAN fand sie in Lyon samenrein. In Cannes wächst sie häufig, die Hauptmasse ist sicherlich constant. Vielleicht findet sie im Rasen einen relativen Schutz vor Kreuzung. Die verwandte Art *C. grandiflora* Boissier, 1842 aus Corcyra, ist zweifelsohne dort eine natürliche Einheit: Capsula æquilateraliter triangulari, apice obcordata. Aus Triest sowie aus einigen botanischen Gärten habe ich Formen mit andersartigen Schötchen erhalten. Die langen Blumenblätter allein

machen die Art nicht (vgl. Fig. 1 unten). *C. apetala* Opiz, 1821 aus Prag, wurde vor der Beschreibung cultiviert: foliis radic. pinnatis, floribus apet. decandris. Wenn es möglich wäre, dieselbe Form dort zu studieren, könnte die Art gerettet werden. Dagegen ist *C. apetala* der meisten Verfasser als Name unbrauchbar. Dasselbe Merkmal findet sich nämlich bei sehr verschiedenen Arten wieder (vgl. unten). Aus demselben Grunde taugen die Namen *sinuata, integrifolia, pinnata* (RETZIUS 1779, v. SCHLECHTENDAL 1823) nicht als Bezeichnung von Art oder Kleinart.

JORDAN hat 1864 5 neue Formen aus Lyon cultiviert und genau beschrieben. Die Originale sind nicht zugänglich, jedoch kann man sie ziemlich sicher erkennen: *C. agrestis* entspricht meiner *C. Trevirorum, C. virgata, C. gallica, C. ruderalis C. germanica, C. sabulosa C. Batavorum, C. præcox, C. mediterranea.* GRENIERS *C. gracilis* hält JORDAN mit Recht nicht für eine Art, sondern für eine sterile Form: un état particulier des diverses éspèces. LACROIX u. A. betrachten *C. gracilis* als sterile Bastarde zwischen *C. b. p.* und *C. rubella*. Sie wächst nämlich ausschliesslich an Ortschaften wo *C. rubella* vorkommt.

HOBKIRK studiert 1869 englische Formen und würdigt als Erster den diagnostischen Wert der Convexität der Schötchen. Die von ihm beschriebenen Formen bezeichnen jedoch willkürliche Typen. So umfasst *C. genuina* alle *C. b. p.* mit geraden Seiten und mässiger Ausrandung der Schötchen, ohne Rücksicht auf Blätter und übrige Merkmale. CRÉPIN studiert Formen aus Rochefort und charakterisiert sie nur mit der Schötchenform: *C. genuina, C. stenocarpa, C. bifida.* In der Flora of Leicestershire, 1886, beschreibt MOTT 8 *C. b. p.* und zeichnet 7 verschiedene Schötchenformen ab. Die benannten »extremen» 8 Formen sind wohl durch unendlich viele Zwischenformen verbunden, jedoch möglich zu erkennen. Die übrigen Formen repräsentieren nach MOTT ein Wirrsal von Hybriden, das jeder Classification spottet (p. 16). DE BORBÁS schildert 1902 die Varietates *Bursæ pastoris* in Ungarn. 25 Varietäten haben ungleiche Schötchen, 5 ungleiche Blattform, Blüten u.s.w.

1907 tritt SHULL auf. Er bespricht 30 hybride Familien, die nach MENDELS Gesetz spalten: Each form which went into the cross coming out again in the perfectly pure extracted dominant or recessive form of the parents. Mendelian behaviour is a strictly normal natural process and in no manner dependent upon the artificial conditions supplied by garden practise. SHULL fand »at least» 4 Elementararten (Element. Species a. Hybrids of Bursa. Science XXV p. 590). Die 4 Arten sind nur nach Blattform charakterisiert und haben ähnlichen Wert wie HOBKIRKS Formen. SHULLS Bedeutung liegt in seinen vielen Kreuzungen, die wir unten referieren. B. LIDFORSS hat SHULL missverstanden, indem er annimmt dass dieser in der Natur viele Hybride von *C. b. p.* gefunden hätte. Der wichtige Unterschied zwischen spontanen und künstlichen Kreuzungen wird nicht beachtet. (Botan. Notiser 1907 S. 341). Ich habe 200 constante Varietäten von *C. b. p.* cultiviert und beschrieben, und es gibt, in derselben Collectivart noch eine Fülle von unstudierten Formen, die gewiss auch von der Natur begrenzt worden sind. *C. Heegeri* wird in Cap. III besprochen.

2. **Lebenszyklen und Identificieren der Capsellaarten.** Die Variation dieser Formen ist sehr bedeutend. Die Unwelt wirkt auf alle Organe: bei ungünstiger Witterung ist die Samenbildung schwach und kann sogar ausbleiben; die Grössenverhältnisse wechseln je nach der Nahrung sehr. Im Norden sah ich *C. jemtlandica,* 1 m. hoch und auch fruchttragende Zwerge. Im Herbst entwickeln sich Blätter und Schötchen langsam, dabei wird die Blattform stark ausgeformt, und auch die Schötchen zeigen ungewöhnliche Formen. Der Hochsommer dagegen befördert geradezu die Ganzblättrigkeit, die Schötchen werden dann lang und schmal. Im Frühling geht die Entwickelung zuerst langsam und das Blatt wird ausgeformt.

Die Variation durch die Umwelt ist für die Artbeschreibung bedeutsam. Weitgehende Ausformung charakterisiert gewisse Arten. Cultur und Beobachtung ganzer Formserien sind für die Beschreibung meistens nötig. Bei mässiger Düngung sind die Formen dieselben in der Cultur und im Freien, wo sie auch nicht viel Concurrenz ertragen. Wenigstens die hiesigen Arten finden in meinem Garten keine fremde Umwelt. Die Zyklen bringen nicht nur Formvariationen hervor, die ungleichen Arten verhalten sich zu den verschiedenen Jahreszeiten sehr ungleich und offenbaren dabei oft constante Artmerkmale. Einige vertragen unseren Winter, andere nicht; einige Rosetten blühen im Herbst reichlich, andere Arten niemals. So z. B. trennt man durch letzgenannte zwei Merkmale *C. rubella* oft von ihren hybriden Sprösslingen. Studien über die Zyklen haben in der Bakteriologie unerwartete Tatsachen ergeben. Ich konnte feststellen, dass menschliche Parasiten nach dem Wirtverlassen bei 10° ungeahnte Wuchsformen und Fructification bildeten (8). Die Bakteriologen sträuben sich, diese Zyklen zu studieren. LIDFORSS hebt die Schwierigkeit hervor, in meinen beschriebenen *Capsella*zyklen die Arten zu erkennen. Die Zyklen verwickeln die Frage, das ist sicher. Es nützt aber nicht, die Tatsachen zu vereinfachen.

Man hat mich öfters gebeten, englische, französische und finnische *Capsella*sammlungen zu bearbeiten. Wenn in einem Lande eine gewisse Anzahl von Arten studiert worden ist, so gelingt es recht gut, die Arten auch in getrocknetem Zustande festzustellen. Dabei ist es nötig, dass sowohl Blätter wie Schötchen jedes Individuums gut entwickelt sind, und dass sowohl Ortschaft wie Tag notiert worden sind. Die Schötchen geben die Classe, oftmal auch die verwandte Art oder Gruppe an. Um die beschriebenen Arten herum habe ich oft mehrere gleiche aber nicht identische Formen feststellen können. Einige von diesen wurden beschrieben, andere ausgelassen. Es lohnte nämlich nicht, allen unbedeutenden Formen Namen zu geben. Es wird vielleicht einmal möglich sein, die am nächsten verwandten *Capsella*formen in Collectivunterarten zusammenzuführen. Dadurch würde die Diagnose bedeutend erleichtert sein. Bei meiner Bearbeitung von Sammlungen musste ich mich also gewissermassen reservieren. Die Übereinstimmung mit einer beschriebenen Art schliesst nämlich nicht aus, dass die betreffende Form eine unbekannte Kleinart ausmacht.

3. **Allgemeines über die Artbildung.** Wir kennen nur zwei Wege zu neuen Arten, nämlich Kreuzung und Mutation. Nach Kreuzung finden wir in

der Nachkommenschaft Merkmale beider Eltern wieder. Wenn ein Gen mutiert, lehnt sich die neue Form völlig an eine einzige Art. Um die Artbildung innerhalb *C. b. p.* zu beleuchten, gehe ich von Beobachtungen in der Natur und in meinen Culturen aus. Viele *Capsella*formen haben eine sehr beschränkte Ausbreitung und werden nur lokal angetroffen. Einige wenige Arten dagegen zeigen eine weite Verbreitung durch mehrere Länder. In Südeuropa sind *C. rubella*, *C. patagonica*, *C. concava*, *C. turoniensis* und *C. mediterranea* sehr häufig. Etwas nördlicher finden wir *C. anglica*, *C. Druceana*, *C. lutetiana*, *C. sinuosa*, *C. robusta* und *C. lævigata* verbreitet. Im hohen Norden gedeiht *C. bicuspis* u. a. Besonders wenn wir die genannten Arten collectiv auffassen und die vielen ganz ähnlichen Formen mitrechnen, haben die erwähnten Arten eine weite Ausbreitung (2 S. 91). Es ist anzunehmen, dass gerade die Formen mit grosser Verbreitung oder ihre Vorfahren unsere jetzige *Capsella*flora erzeugt haben. Viele von den weit verbreiteten Arten tragen ganzrandige Blätter. Dieses ist auffallend und gilt auch für Schweden, wo wir unter den wenigen verbreiteten Arten die ganzblättrigen *C. gothica*, *C. lingulata*, *C. alandica*, *C. lævigata* und *C. jemtlandica* antreffen. Wir können Arten mit dieser Blattform *Subintegræ* benennen. Sie kennzeichnen sich auch dadurch, dass sie keine Neigung zeigen, Reductionsformen zu bilden; sie sind weder niederliegend noch apetal. Die zweite Hauptgruppe in Bezug auf die Blattform, die gefiederte, habe ich *Supinnatæ* genannt. Sie schliessen die bei weitem grösste Anzahl der jetzt lebenden Formen ein. Einige von ihnen sind sehr reduziert: Blumenblätter fehlen, der Stengel ist niedrig und schlaff, Schötchen und Blätter wenig ausgeformt. Mutmasslich ist diese Reduction zuerst durch Mutation entstanden.

Gewisse Formen von Blättern und Schötchen lassen sich durch mehrere Länder verfolgen. Concave Schötchen sind in Südwesteuropa nicht selten. Kleine *rubella*-ähnliche Schötchen sind auch in Sibirien und einigen schwedischen Landschaften vertreten, die breiten scoliotischen ebenso. Die lunuläre Blattform (2 S. 49) charakterisiert *C. rubella*, kommt aber auch bei ganz anderen Arten am Rhein und in Südschweden vor, ist aber sonst selten.

Meine zwanzigjährigen, umfassenden Capsellaculturen ergaben über Constanz und Samenreinheit folgende Resultate: 1) *Die schwedischen Formen deuteten kaum je eine hybride Natur an, ebensowenig wie in der freien Natur.* 2) *Die vielen Samenproben aus dem Auslande erzeugten fast immer nur constante Rassen; die Ausnamen werden unten besprochen.* 3) *In einer Cultur von C. grandiflora tauchten schon in den ersten Jahren sterile Hybride auf* (1 S. 22). *Später traten im Garten alle Jahre sterile Hybride spontan auf.* 4) *Hybride von C. rubella sah ich auch alle Jahre im Garten.* 5) *In meinen Reinculturen von schwedischen Arten entdeckte ich manchmal neugebildete Hybride, and zwar wenn sie mehr als ein Jahr alt waren und südliche Arten in der Nahe wuchsen.* 6) *Oftmal entstanden Hybride, wenn schwedische und südliche Arten zusammen gesäet waren.* In den Gärten wurde die *Capsella* kaum je von fliegenden Insekten besucht, oft aber von kriechenden Läusen und kleinen Coleopteren. Seitdem ich beobachtet hatte, dass trockene *Capsella*samen bei 55°—60° sich ungleich verhalten, und zwar so, dass südliche Arten bis zu mehreren Monaten aushalten können, benutzte ich manchmal die Methode, um bei Hy-

briden den Samen mit südlichem Einschlag Übergewicht zu verschaffen und glaube dabei manchmal Vorteile erhalten zu haben.

4. **Spontane Hybride.** Im Laufe der Zeit habe ich nicht wenige spontan entstandene Hybride studieren können. Einige stammten aus dem Auslande, andere zeigten sich in meinen Culturen. Die letzteren habe ich alle weiter cultiviert. Die ± sterilen Formen sind schwer bzw. unmöglich in mehreren Generationen zu beobachten. Wo ich Serien, wenn auch kümmerliche erhalten habe, werde ich sie besprechen. Es ist selbstverständlich, dass bei der spontanen Kreuzung nur ganz einzelne Blüten betroffen werden. In der nächsten Generation kommen also die F_1 unter den zahlreichen Geschwistern nur vereinzelt vor. Die F_1 sind den Eltern gleich und entgehen so viel eher der Aufmerksamkeit, weil sie immer unerwartet erscheinen. F_1 habe ich deshalb selten gesehen. Die F_2 treten dagegen oft zahlreich hervor und einige von ihren Formen fielen geradezu in die Augen. Im Allgemeinen wurde die Hybridität erst nach individueller Cultur in mehreren Generationen sicher festgestellt.

Ich fange mit den so häufig auftauchenden Hybriden von *C. rubella* an, die oft durch sehr kleine Blumenblätter in die Augen fallen. Es hat sich ergeben, dass alle meine studierten Hybride entweder von *C. rubella* stammen oder von Formen, die mit dieser Art in genetischer Verbindung stehen, besonders *C. patagonica, C. mediterranea, C. turoniensis*. Alle drei sind gewissermassen als Collectivarten anzusehen, die mehrere nahestehende aber nicht identische Formen umfassen.

Weil genannte, südliche Arten so grosse Bedeutung für meine Hybride haben, wird es nötig sein, sie näher zu besprechen. Die Schötchenformen der wichtigsten Arten habe ich in Fig. 1 zusammengestellt. Zuerst sehen wir Schötchen von *C. rubella* und *C. patagonica*, von beiden sowohl einjährige wie zweijährige Formen. Nachher folgen in *e C. belgica* und in 2 die bedeutungsvolle *C. turoniensis* in mehreren Formen. Diese beiden Kleinarten habe ich erst 1920 in Report Botan. Society p. 203 beschreiben können. Sie sind beide in Classe II eingereiht. Sie sind niedrig, die Schötchen oft klein, nicht breit, scoliotisch, concav oder z. T. schwach convex. Es scheint, dass sie beide in Frankreich und Belgien recht oft vorkommen und von *C. rubella* direct oder indirect stammen.

In Fig. I: 3 werden *C. mediterranea* und die ihr ähnlichen *C. batavorum* und in *e C. latisiliqua* abgebildet. Die erste ist in Südfrankreich häufig, die zweite auch in Belgien und Holland; die dritte aus Stockholm. In I: 5 spontane Hybride im Garten; *a, b, c* erinnern an *C. rubella*, sind aber mehr ausgeformt; *d* gleicht *C. mediterranea*. Fig. I: 4 veranschaulicht die wechselnde Schötchenform von *C. grandiflora* aus verschiedenen botanischen Gärten. BOISSIERS Art hat Schötchen von gleichseitigen Triangeln mit herzförmiger Ausrandung, etwa wie 4 *c*. Die einjährigen Schötchen sind länger. Diejenigen in 4 *d* scheinen fremdartig zu sein.

Jetzt werde ich die 12 in meinen Culturen entstandenen Hybride vorführen, die ich durch viele Generationen beobachtete. In den Fig. II bis V werden von ihnen Individuen in verschiedenen Generationen abgebildet. In

den Fällen, da ich F_1 oder F_2 sicher feststellen konnte, sind alle Familien mit F bezeichnet. Wo nicht, mit O, wobei O_1 der zuerst studierte Hybrid ausmacht, O_2 die nächste Generation u.s.w. Jede Generation ist von einem Individuum gewonnen. Alle Schötchen sind in natürlicher Grösse abgebildet.

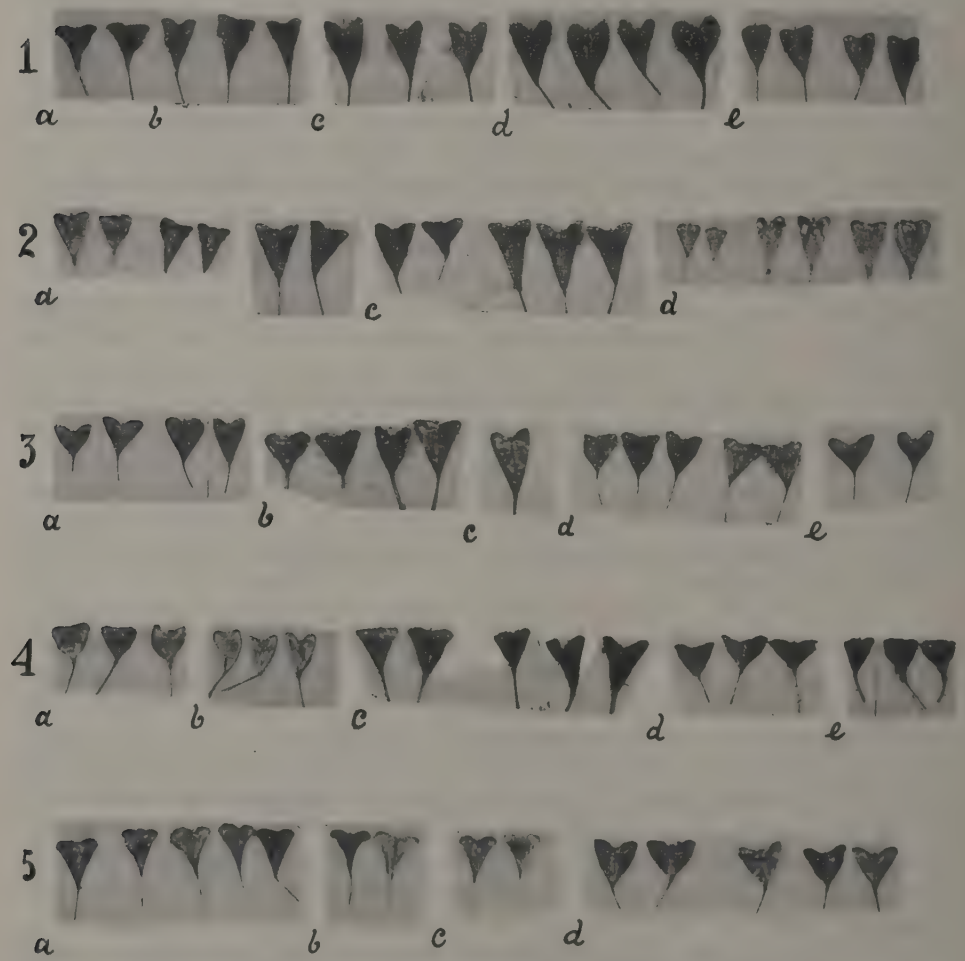


Fig. I. 1 *a C. rubella*, Wa (Cannes); *b* dieselbe Sa (Pompeji); *c* und *d C. patagonica* Sa, Wa (Cannes); *e C. belgica* Wa, Sa (Trier). 2 *C. turoniensis*, *a* Wa, Sa (Tours); *b* Sa (Nantes); *c* Wa, Sa (Strassburg); *d* (U. S. A. St. Louis). 3 *a C. mediterranea*; *b* und *c C. Batavorum* Wa. Sa (Leyden, Lowen); *d* dieselbe (Sarthe); *e C. latisiliqua* (Stockholm). 4 *C. grandiflora*, *a, b, c* Wa, Sa (Triest); *d* (Edinburg); *e* Kew garden. 5 Spontane Hybride im Garten, *a, b, c C. rubella* ähnlich; *d C. mediterranea* u. ff. ähnlich.

Hybrid 1. C. Reuteri × *C. turoniensis* (mutmasslich). Der Hybrid trat einen Herbst mit recht vielen Rosetten unter den Eltern hervor, die ganz nahe einander cultiviert wurden. Die Rosetten waren gross mit fiedrigen Blättern, sie blüteten gleich, was die Eltern nie tun. Fig. II: 1 zeigt die Schötchen von 4 F_1, die sich alle gleichen und mit *C. Reuteri*, einer Form von *C. rubella*, gut übereinstimmen. Die F_2 sind verschieden, gleichen *C. rubella* oder aber

C. turoniensis. Alle hatten mangelhafte Samenbildung. Einige F_3 jedoch erhalten, sie glichen *C. turoniensis*, aber der Stengel war schlaff.

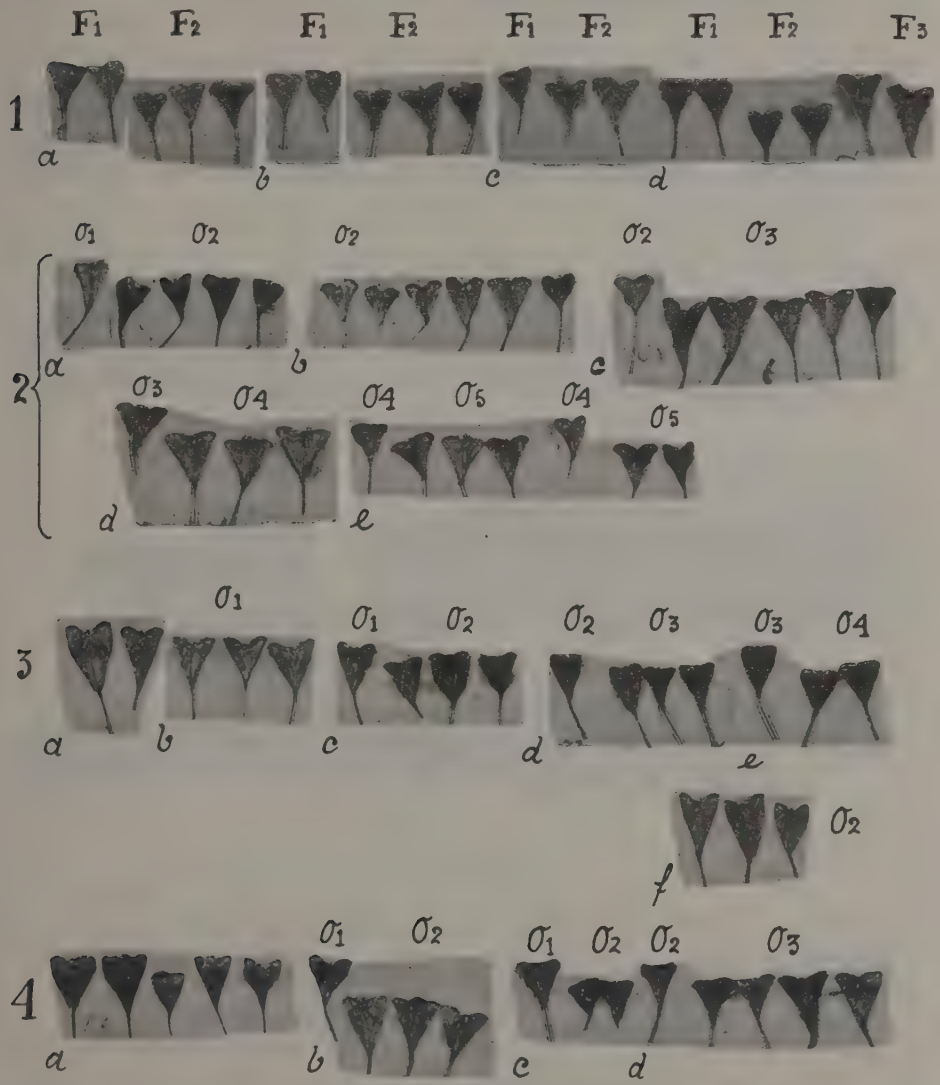


Fig. II. 1. *C. Reuteri* × *C. turoniensis* (Hybrid 1). *a, b, c, d* F_1, F_2, F_3. 2. *C. Reuteri* × *C. turoniensis* (Hybrid 2). 5 Familien mit ihren Originalen. 3 (Hybrid 3) *C. mediterranea* × *C. patagonica*. 3 *a* zeigt die Schötchen beider Eltern, *b—f* veranschaulichen 4 hybride Familien. 4. *C. mediterranea* × *C. rubella* (Hydrid 4). *a* zeigt Schötchen von der Cultur aus Lyon; *b, c, d* 3 reincultivierte, hybride Familien.

Hybrid 2. C. Reuteri × *C. turoniensis* (mutmasslich). Auch hier schlechte Samenbildung, die sich jedoch allmählich besserte. In Fig. II: 2 ist O_1 aus sehr wenigen Samen gewonnen. In den folgenden Generationen sehen wir Schötschen, die an *C. rubella* oder *C. turoniensis* erinnern, oder aber viel krummer

sind und sich *C. patagonica* nähern. Die krummen sind unter den *a* O_2, *c* O_3 und *e* O_5 gut vertreten. 3 Mal tauchten unter den Hybriden einzelne Individuen mit langen Blumenblättern hervor, ohne dass Mischung mit *C. grandi-*

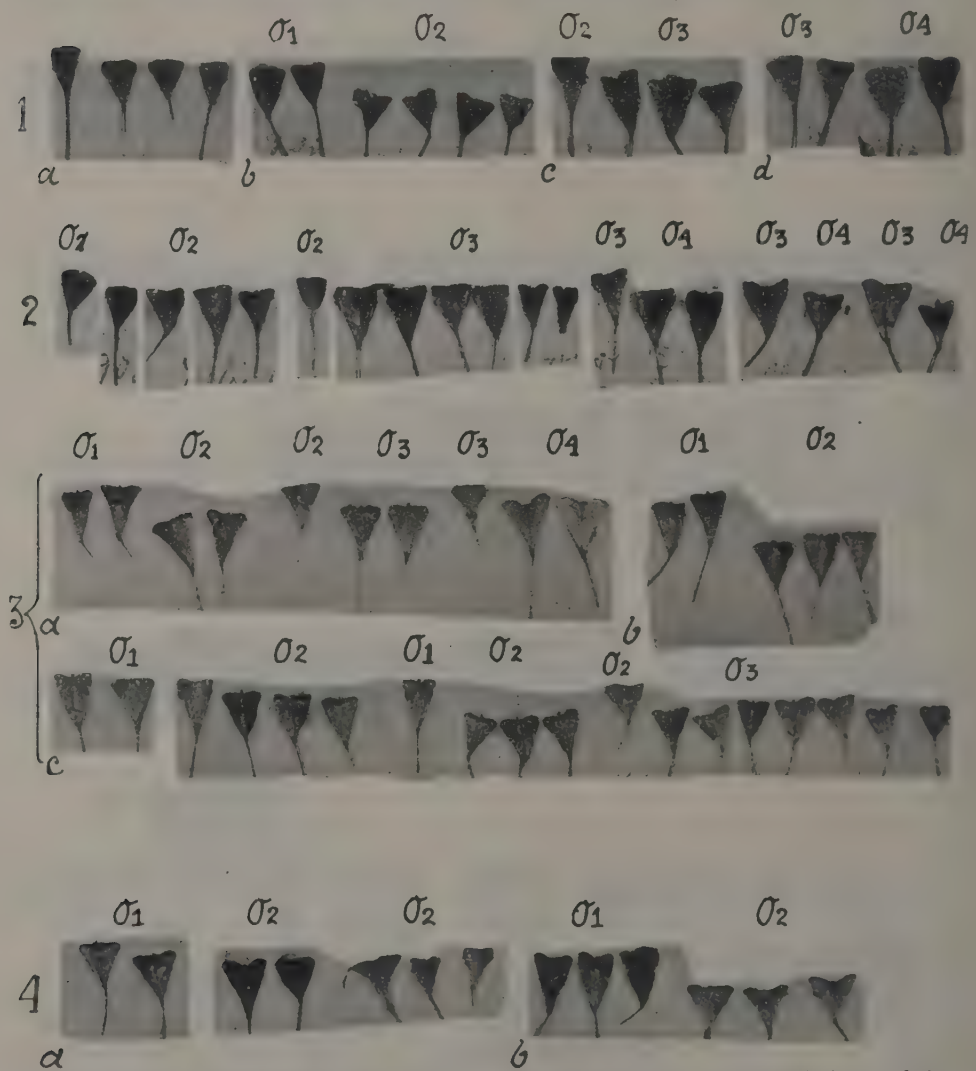


Fig. III. *C. Reuteri* × *C. bremensis* (Hybrid 5), *a C. bremensis; b, c, d* Hybride in 4 auf einander folgenden Generationen. 2. *C. patagonica* × *C. bremensis* (Hybrid 6), wir sehen 4 Generationen Hybride. 3. *C. turoniensis* × *C. bremensis* aus Utrecht (Hybrid 7), *a, b* zeigen einige Generationen mit concaven Schötchen, *c* mit mehr triangularen. 4. *C. grandiflora* × *C. bremensis* (Hybrid 8), *a* und *b* gehören zu verschieden Rassen.

flora warscheinlich gemacht werden konnte. Die langen Blumenblätter konnten in den folgenden Generationen nicht beobachtet werden. Sie bezeugen die nahe Verwandtschaft mit *C. grandiflora.*

Hybrid 3. C. mediterranea × *C. patagonica.* Beide Eltern aus Cannes,

sie wuchsen bei mir zusammen. Fig. II: 3 *a* zeigt die beiden Eltern, das eine convex, das andere concav. O_1 demonstriert 4 Individuen mit geraden Seiten und sehr offener Ausrandung. In den folgenden Generationen convexe und concave Schötchen durch einander. Die Eltern sind von festem Wuchs; schlaffer Stengel tauchte jedoch mehrmals auf. Ebenso wechselten ganzrandige und fiedrige Blätter.

Hybrid 4. C. mediterranea × *C. rubella* (mutmasslich). Aus Lyon erhielt ich eine Mischung von Samen von verschiedenen Arten, darunter die beiden genannten Fig. II: 4 *a* zeigt die ursprüngliche Cultur mit recht ungleichen Schötchen. O_1, zwei isolierte Individuen gaben in den folgenden Generationen recht bunte Abwechselung.

Hybrid 5. C. Reuteri × *C. bremensis* (mutmasslich). Fig. III: 1 *a* zeigt *C. bremensis*. Die hybriden Individuen erzeugen Schötchen von verschiedensten Formen. Bremensisähnliche Schötchen erzeugen concave wie krumme Schötchen und umgekehrt. Auch wechseln lange und kurze Schötchen ab. *C. bremensis* ist z. T. apetal, O_1 ist ebenso apetal. In folgenden Generationen ist diese Form selten. Im Anfang schlechte Samenbildung.

Hybrid 6. C. patagonica × *C. bremensis*. Die Eltern wurden zusammen cultiviert. Fig. III: 2 zeigt die cultivierten Generationen, und wie die Elternformen darin wechseln. Wir sehen oft deutliche *C. patagonica* und gute *C. bremensis*. O_1 gleicht der letztgenannten und ist apetal, später sah ich selten ein apetales Individuum.

Hybrid 7. C. turoniensis × *C. bremensis* (mutmasslich). Diese spaltende Form erhielt ich aus Utrecht (h. b.). Fig. III: 3 zeigt viele Generationen. Mehrere Individuen aus derselben Familie sind apart cultiviert. Die Form der Schötchen wechselt zwischen leicht convexen und concaven oder krummen, also zwischen den elterlichen Formen. Die entstandenen Formen sind z. T. schlaff oder niederliegend, einzelne auch apetal.

Hybrid 8. C. grandiflora × *C. bremensis* (mutmasslich). Schlechte Samenbildung erschwerte die Untersuchung. Vielleicht war die *C. grandiflora* von Hause aus unrein, vielleicht wurde sie bei mir gekreuzt. Schon im zweiten Culturjahre fand ich apetalaähnliche Hybride. Fig. III: 4 *a* und *b* demonstrieren die von zwei Rassen entstandenen Formen.

Hybrid 9. C. patagonica × *C. crassior*. Die Eltern wurden zusammen cultiviert. Fig. IV: 1 *a* zeigt zuerst die beiden Eltern, die kleinen Schötchen von *C. crassior*, die grossen krummen vom anderen. In der erhaltenen Generationen treffen wir nur wenige Schötchen, die mit denjenigen der Eltern übereinstimmen, einige erinnern an *C. turoniensis* oder *C. belgica*. *C. crassior* ist niederliegend. Die entstandenen groben, niederliegenden Formen sind sehr auffallend und bezeugen den Ursprung sicher. Die Spaltung in Bezug auf Schötchen und Festigkeit des Stengels ist deutlich.

Hybrid 10. C. Reuteri × *C. tenuissima*. Fig. IV: 2 *a* zeigt Schötchen von *C. tenuissima*, die niederliegend ist. O_1 und die äussersten Schötchen in *d* O_3 gehören zu niederliegenden Individuen. Die Schötchenform von *C. tenuissima* tritt manchmal deutlich hervor, anderen Schötchen nähern sich *C. rubella* oder *C. turoniensis*. Sowohl Schötchen wie Festigkeit des Stengels spalten durch mehrere Generationen; z. T. schwache Samenbildung.

Hybrid 11. *C. mediterranea* × *C. triangularis* (mutmasslich). Zwischen den Culturen der genannten Arten traf ich einen Herbst ein niedriges, sehr verzweigtes Individuum mit dreieckigen Schötchen. Bei Cultur trat Spaltung deutlich hervor. In Fig. IV: 3 erkennen wir Schötchen von beiden Eltern, einige sind convex, andere triangulär oder schräge. O_8 ist apetal wie *C. triangularis* sehr oft, ebenso nachher einzelne Individuen.

Hybrid 12. *C. herjedalica* × *C. Reuteri* (mutmasslich). Fig. V: 1 *a* zeigt gut die Schötchen von der subalpinen Art. Sie sind kurz, sehr plump und

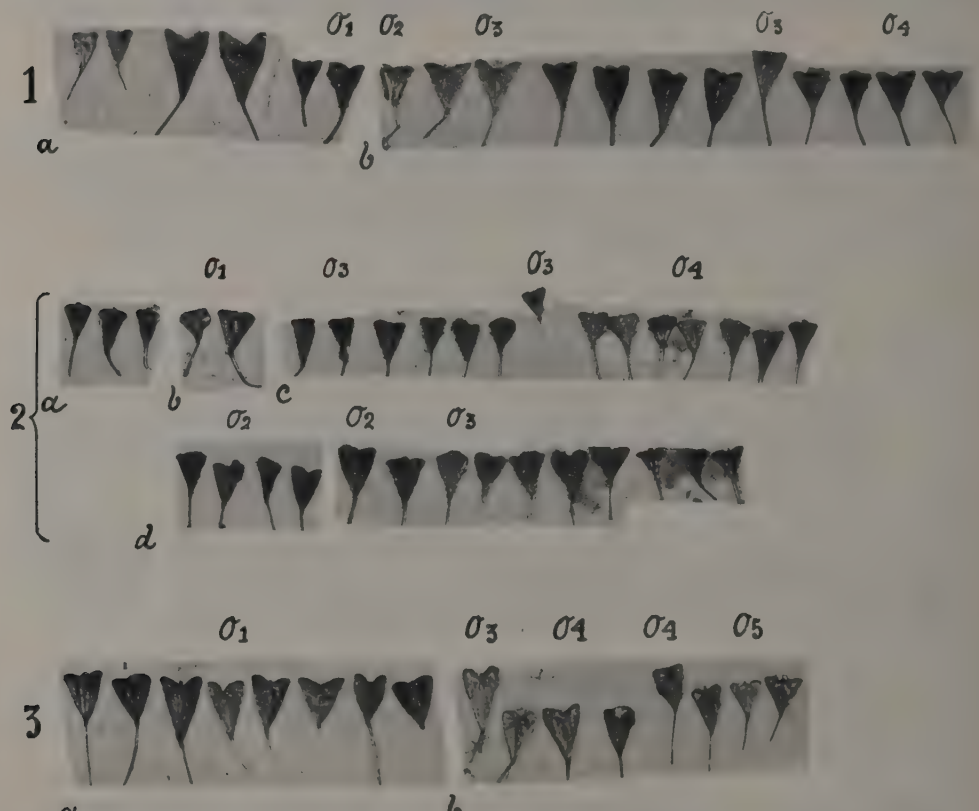


Fig. IV. 1 *C. patagonica* × *C. crassior* (Hybrid 9), *a* zeigt die beiden Eltern und einen der ersten Hybride, *b* die 3 folgenden Generationen. 2. *C. Reuteri* × *C. tenuissima* (Hybrid 10), *a* zeigt *C. tenuissima*, *b*, *c*, *d* einige Generationen von Hybriden. 3. *C. mediterranea* × *C. triangularis* (Hybrid 11), *a*, *b* zeigen einige Generationen von Hybriden.

sogar gewölbt. In der ursprünglichen Cultur sah ich fast von Anfang an Individuen mit kleineren Schötchen, etwa wie in 1 *b* auf der Fig. (2 S. 67). Nebenbei lag eine Cultur von *C. Reuteri*. Mit den veränderten Formen habe ich 15 Jahre gearbeitet. Samenbildung sehr gut. Die subalpine Art bietet mehrere von anderen Capsellas abweichende Merkmalen. Blätter breit, ± ganzblättrig; Wachstum schnell, sie vergilbt auffallend früh im Sommer. Dadurch und durch Blätter und grosse Festigkeit des Stengels leicht zu erkennen. Alle diese Charaktere wechseln bei der Spaltung, sie verschwinden und kommen wieder.

Ich habe 4 verschiedene Individuen durch viele Jahre beobachten können. Auf der Fig. V: 3 und 4 ist die subalpine Form der Schötchen durch Generationen recht gut beibehalten. Einige erinnern wohl an einen südlichen Einschlag, zuerst in 3 O_4 und O_5, auch einige concave Schötchen in 4. Die zwei ersten Serien, V: 1 und 2 sind dagegen entschieden mehr verändert. Plumpe, convexe Schötchen wie in 1 *a* und *b* finden wir selten. Diese Serien sind wahrschein-

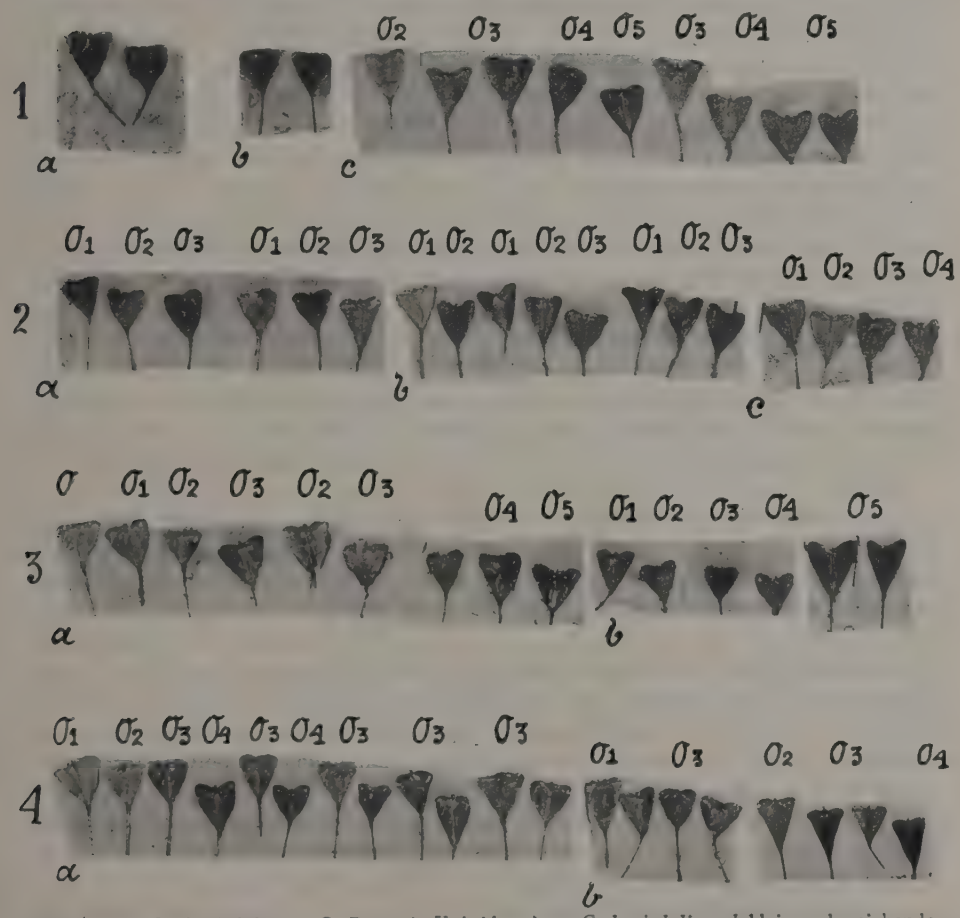


Fig. V. 1 *C. herjedalica* × *C. Reuteri* (Hybrid 12), *a C. herjedalica*, *b* kleine, abweichende Form in der Cultur der *C. herj.*; 1 *c*, 2, 3, 4 zeigen Serien von 4 in den genannten Culturen entstandenen Individuen.

lich durch die Behandlung der Samen 58° verändert worden (vgl. oben S. 44). Die Samen der subalpinen Formen wurden dabei getötet, während die mehr südlichen überlebten. Diese Serien sind deshalb so lehrreich, weil hier die sehr breiten Schötchen mit offener, oft tiefer Ausrandung vorherrschen, wodurch der südliche Einschlag gut demonstriert wird. In der unteren Serien 3 und 4 glaubt man subalpine Arten vor sich zu haben: *C. herjedalica*, *C. brevisiliqua*, *C. cordata*, *C. subcava*, manchmal auch *C. jemtlandica* und *C. ram-*

selensis, die etwas *rubella*ähnlich sind. Ich halte es für wahrscheinlich, dass in der Ursprungscultur eine Kreuzung mit dem Nachbar, *C. Reuteri,* stattfand. Es ist weniger anzunehmen, dass die Art von Hause aus hybrid war.

Die 12 längere Zeit studierten Hybride demonstrieren mehrere beachtungswerte Tatsachen. Betrachten wir zuerst Hybrid 9! In Fig. IV: 1 *a* sehen wir die Schötchen von der so ungleichen Eltern; wir finden sehr reduzierte und sehr grobe, krumme Schötchen, die sich gemischt haben. Die Nachkommen representieren ein buntes Wirrsal von Zwischenformen, fast alle jedoch mit breiter, offener Ausrandung. Der Hybrid 6, Fig. III: 2, veranschaulicht die Mischung zwischen einer Art mit reduzierten Schötchen (1 *a*) und den eben besprochenen krummen. Es enstehen Zwischenformen, aber neben diesen auch beide Elternformen. Hybrid 1 demonstriert die Verbindung zwischen *Rubella-* und *Turoniensis*formen. In F_2 und F_3 kommen die Eltern ziemlich unverändert wieder nebst vielen Zwischenformen. Hybrid 3 zeigt die Mischung zwischen zwei Arten mit grossen Schötchen, convex oder concav. Unter den Nachkommen sind meist grosse, aber auch einige auffallend kleine Schötchen, convex oder concav. Hybrid 12 machte sich in der Cultur bemerkbar durch einzelne Individuen mit kleineren Schötchen (Fig. V: 1 *b*). In den Serien 3 und 4 können fasst alle Schötchen unter die subalpinen Arten eingereiht werden, die meisten Schötchen sind aber kleiner, als die groben, gewölbten des Stammvaters (1 *a*). In den Serien 1 und 2 können die Schötchen kaum zu den nordischen Formen gerechnet werden, sie stimmen mit den südlichen mehr überein.

5. **Künstliche Kreuzung.** Ich habe schon früher mitgeteilt, dass *C. rubella* und mehrere südliche Arten einen Pollen produzieren, in dem leere oder verschrumpfte Zellen oft ganz fehlen. Die schwedischen Arten erzeugen einen schlechteren Pollen, oftmals war die Hälfte der Zellen leer, manchmal eine grössere Anzahl (2 S. 41). Unter diesen Verhältnissen sind die Studien von OSSIAN DAHLGREN von besonderem Wert. Seine Kreuzungen umfassen recht viele schwedische Formen aus verschiedenen Classen, und er fand nie den Pollen taub, sondern erhielt immer befriedigende Resultate. DAHLGREN kreuzte *C. Heegeri* und *C. grandiflora* mit Pollen von hiesigen Vaterpflanzen; er mischte auch schwedische Formen mit und ohne Blumenblätter. Die apetale Form ist dekandrisch und gehört vielleicht zu *C. triangularis.* Die Hybride zeigten sich monohybrid und spalteten 3: 1, 3 apetale und 1 normal (Sv. Bot. Tidskr. 1919 S. 48).

SHULL analysiert die Blattform durch Kreuzung. Zwei Erbeinheiten bestimmen die Form, die eine teilt das Blatt bis zum Mittelnerv, die andere teilt es weniger tief und bildet Sinuosaformen. Die 4 Hauptformen der Blätter bezeichnet SHULL wie folgt: *AB* fiedrig und kyphos; *aB* nur fiedrig; *Ab* spitzsinuös; *ab* ± ganzrandig (Brooklyn Bot. Gard. Memoirs p. 427). Für meine Terminologie in Bezug auf die Blattformen verweise ich auf 2 S. 49. SHULL hebt mit Recht hervor, dass die Umwelt stark auf die Ausformung der Blätter einwirkt und sehr oft die volle Entwickelung beeinträchtigt (oben S. 42).

6. **Die ungleiche Fruchtbarkeit der Hybride.** Die Fortpflanzungsfähigkeit der Hybride wird von A. ERNST folgendermassen dargestellt: Im

Allgemeinen ist der Grad der Verwandschaft ausschlaggebend für das Gelingen der Kreuzung, doch geht der Erfolg der systematischen Verwandtschaft nicht direct parallel. Die Artbastarde zeigen alle denkbaren Abstufungen zwischen Fruchtbarkeit und völliger Sterilität. Von der Abnahme der Fruchtbarkeit wird die vegetative Vermehrung der Artbastarde nicht betroffen. Diese kann zur Entstehung von Sippen mit apomiktischer Vermehrung führen. Artfremde Befruchtung führt häufig zur Vereinigung von Gameten mit einander nicht angepassten Kern und Plasmamassen. Vielen Bastarden haftet eine gewisse Zartheit und Schwäche in der gesammten Entwicklung an, andere sind dagegen mit einer ungewöhnlichen Vegetationskraft begabt, wobei die Erscheinung der Luxuration sich ausschliesslich in der vegetativen Gestaltung oder auch in der Fruktifikation geltend machen kann. Die apogamen Pflanzen zeigen grosse Ähnlichkeit mit luxurierenden Bastarden. Viele verdanken der Üppigkeit und der Leichtigkeit ihrer Vermehrung und ihrer reichlichen Samenbildung ihre weite Verbreitung und grosse Individuenzahl. Den meisten apogamen Pflanzen und Artbastarden geht die Fähigkeit ab, die Pollenentwickelung durchzuführen. Die Ursache würde bei den apogamen Pflanzen darauf beruhen, dass infolge der stark heterozygotischen Kerne die Durchführung der Reductionsteilung unmöglich gemacht wird. Die Rückbildung der männlichen Organe ist viel stärker, als diejenige der weiblichen. Bei den sterilen Bastarden scheitert die Ausbildung eines Embryosackes mit befruchtungsfähiger Eizelle an den heterozygotischen Kernen. Gewöhnlich ist unter den Apogamen ausschliesslich die diploide Eizelle des Embryosackes zur Keimbildung befähigt. Manchmal können auch Zellen umgebender Gewebe als vegetative Keime in den Embryosack hineinwachsen: eine diploidkernige Zelle entwickelt sich in einer dem normalen Gametophyten analogen Bildung zu einem neuen Keime und regt zur reifen Frucht an (Bastardierung als Ursache der Apogamie S. 315, 1918).

Unter meinen Capsellahybriden fand ich sowohl völlige Sterilität wie auch gute Fertilität nebst allen Zwischenstufen. Die vollständige Sterilität fällt scharf in die Augen: die Schötchen bleiben unentwickelt, die zahlreichen Zweige wachsen sehr lang, die Individuen blühen lange Zeit und bis in den Herbst hinein. Es ist beachtenswert, dass bei fertilen Hybriden nicht selten einzelne sterile Individuen auftauchen. Die in meinem Garten entstandenen Rubellahybride sind oft fertil and erzeugen fertilen Nachwuchs. Manchmal erhielt ich auch sterile Hybride von *C. rubella* und dieses nach Kreuzung sowohl mit schwedischen als auch südlichen Arten. Die Hybride von *C. turoniensis* fand ich meistens fertil. Dagegen waren Mischungen mit *C. grandiflora* meistens steril. Dass jedoch *C. grandiflora* zweifelsohne auch fertile Sprösslinge erzeugt, ist schon hervorgehoben wurden.

7. **Reduzierte Capsellaformen.** Diejenigen Formen, die sich durch weitgehende Reduction in Bezug auf Grösse und Festigkeit, Blumenblätter, Ausformung von Blatt und Schötchen auszeichnen, habe ich *Capsellæ ultimæ* genannt (1 S. 76). Wir treffen in derselben Gegend nahestehende Formen, die verschiedene Stufen dieser Reduction demonstrieren. Einige dieser Defecte weisen auf entstandene Mutation hin, z. B. die Apetalen. Oft treffen wir *Cap-*

*sella*formen, die sonst identisch sind, aber bezüglich den Blumenblättern von einander erblich abweichen: die eine hat, der anderen fehlen Blumenblätter. Folgende Kleinarten geben beleuchtende Beispiele davon ab: *C. rhombea*, *C. triangularis, C. subfucorum, C. hanseatica, C. tenella, C. tenuissima* u. a. Wenn Mangel an Blumenblättern ohne andere Variation hervortritt, müssen wir an eine Mutation denken, d. h. an eine erbliche Variation, die gänzlich innerhalb derselben Kleinart liegt. Merkmale von anderen Kleinarten treten dabei nicht auf. Der betreffende Defect ist manchmal völlig constant; bei vielen Rassen entstehen aber normale und defecte Individuen neben einander, was ganz natürlich ist, wenn nur eine Gamete von der Mutation betroffen wurde. Manchmal cultivierte ich eine Rasse eine oder ein paar Generationen lang, bevor ein apetales Individuum entdeckt wurde. Es ist nicht ausgeschlossen, dass die Mutation manchmal in der Cultur entstand. Ganz analog verhalten sich Rassen, die sowohl aufrecht als niederliegend auftreten und sonst identisch sind. Hier kommen auch Zwischenformen, d. h. halbniederliegende Individuen vor.

Jetzt vill ich drei Capsellagruppen vorführen, die die Reduction der Formen gut demonstrieren. In jeder Gruppe, aus verschiedenen Landschaften, gehen die Kleinarten eine ähnliche Entwickelung durch: Zu der ersten Gruppe gehören die Corculatæ, Classe IV, die sich durch kurze ziemlich trianguläre, 5 mm. breite Schötchen mit herzförmiger Ausrandung auszeichnen (2 S. 50). *In der Rheingegend* treffen wir *C. lata* mit sehr breiten Blättern; *C. latula* mit schmäleren Blättern und apetal; *C. gallica* niedrig mit schmalen Schötchen und auffallend kleinen Wurzelblättern. *Auf der Insel Gotland: C. biformis* mit breiten, buchtigen oder eingeschnittenen Blättern und convexen Schötchen; *C. hanseatica* feinfiedrig, strauchartig, apetal; *C. ventosa* und *C. viaria* niederliegend. *Bei Stockholm: C. gracilescens* buchtig oder fiedrig, Stengel fest und dick; *C. hiemalis* strauchartig; *C. viarum* klein, zart, niederliegend, apetal und mit wenig ausgeformten Organen. *Subalpine Formen: C. convexiformis* buchtig bis lappig, mit schlaffem Stengel, convexen oder keiligen Schötchen. *C. subdecumbens* klein, fast niederliegend.

Zu der zweiten Gruppe gehören die Cuneolatæ und Triangulares, Classen VII und VIII, die sich durch keilige, trianguläre Schötchen mit seichter Ausrandung kennzeichnen. *In der Rheingegend: C. Trevirorum* durch und durch gut ausgeformt; *C. germanica* kleiner mit schmalen Schötchen; *C. inclinata* schlaff, halbniederliegend; *C. rhenana* niedrig, Blatt lunulär, Schötchen schmal. *An der Ostküste: C. tenerescens* breitlappig, schlaff bis niederliegend; *C. tenera* feinfiedrig, klein, niederliegend, Schötchen etwas concav. *Bei Stockholm: C. triangularis* und *C. rhombea* Schötchen 5 mm. breit, apetal; *C. glauca* und *C. ellipsoidea* fiedrig, mit 4 mm. breiten Schötchen; *C. nanella* kleiner, niederliegend, apetal. — Zu der dritten Gruppe gehören einige *Rubelliformes* und *Otites* in den Classen III und VI. Die ersten kennzeichnen sich durch kleine, *rubella*-ähnliche Schötchen, die anderen durch kleine Schötchen fast ohne Ausrandung. *In Sibirien: C. denticulata* ist *C. rubella* recht ähnlich; *C. jeneseiensis* niedrig, schlaff, niederliegend; *C. monasteralis* ebenso, mit schmalen Schötchen; *C. exotica* niedrig. *In Nordschweden: C. jemtlandica* hoch, Schötchen ohne Ausrandung; *C. ursina* ebenso, aber Stengel niedrig und schlaff; *C. umensis* Stengel wie eben gesagt, Schötchen herzförmig; *C. ramselensis* wie vorhergehende

Form, Blatt mit Zacken und Zähnen. *Bei Vestervik: C. Tjustiana* aufrecht, schlaff; *C. perconcava* niederliegend, apetal, Schötchen klein und schmal. *An der Südküste: C. rubiginosa* hoch, aufrecht; *C. crassior* klein, niederliegend, Schötchen schmal; *C. tenuissima* zart, in allen Teilen wenig ausgeformt, niederliegend, z. T. apetal.

In allen 12 *Capsella*-Classen sind die Wuchsformen im Allgemeinen gut ausgeformt, recht hoch und mit festem Stengel. Die oben angeführten Kleinarten bilden einen grellen Gegensatz, viele Organe sind mangelhaft entwickelt. Die reduzierten Formen gehören hauptsächlich zu 5 Classen; in den übrigen 7 Classen fand ich verhältnissmässig wenige Reductionen. In den Classen V, XI und XII, die alle breite, convexe Schötchen tragen, spüren wir kaum etwas davon. Es scheint, dass die Reduction mit den Schötchen anfängt. Die 3 oben besprochenen, reduzierten Gruppen sollen den Entwickelungsgang von Arten mit hohen, festem Stengel, vollständiger Krone und gut ausgeformten Blättern und Schötchen, bis zu solchen mit weit gehender Reduction aller Teile demonstrieren. Die Reduction hängt mutmasslich mit reichlich gedüngtem Boden zusammen und tritt am Meeresufer auf den grossen Algenkomposten, auf unreinen Strassen kleiner Städte, sowie auf dem Hinterhof der Bauern am häufigsten auf. Es scheint mir, dass *Capsellæ ultimæ,* wenigstens zum grossen Teil, durch Verlustmutation entstanden sind.

8. **Bildung der 12 Classen.** Ich habe schon mitgeteilt, dass die Schötchen die Möglichkeit gewähren, die Classe jedes Individuums mühelos zu finden. Dass diese Classen gewissermassen natürlich sind, werde ich jetzt zu beleuchten suchen. Ich gehe von *C. rubella* aus, weil sie direct, oder indirect durch ihre Nachkommen, sich an der Artbildung wesentlich beteiligt hat. Wir finden nämlich ihre kurzen Schötchen mit krummen, concaven Seiten und herzförmiger Ausrandung mehr weniger unverändert in vielen kleineren Gruppen wieder und in den ganzen Classen II und III. Auch ihre Blattform hat recht grosse Verbreitung; die feinfiedrige Form, die ich lunulär nenne, ist in verschiedenen Ländern recht häufig (oben S. 44). *C. rubella* zeichnet sich überdies dadurch aus, dass sie grosse Fähigkeit bezitzt, spontan fertile Hybride zu erzeugen.

Mehrere Kleinarten der Classe I, die sehr lange oder sehr breite Schötchen tragen, stimmen durch krumme oder concave Seiten mit *C. rubella* überein, aber bei diesen muss ein neuer Einschlag hinzugekommen sein und zwar von Formen mit gröberen Schötchen. So z. B. *C. patagonica.* In der Classe XI finden wir die langen, convexen Schötchen und in Classe XII die sehr breiten mit offener Ausrandung und ausgezogenen Ecken. In der letztgenannten Classe finde ich die Verbindung zwischen Classe XI und *C. rubella* mit ihren Nachkommen. Mehrere Arten in der Classe XI haben sehr grosse Verbreitung und sind mutmasslich ebenso ursprünglich wie *C. rubella.* Die Blattform in derselben Classe ist oft subintegra. Bei ihrer Verbindung mit *C. rubella* durch Kreuzung könnten sehr viele verschiedene Kleinarten entstehen, erstens in Classe I und XII, zweitens vermutlich auch in den Classen V und X, die durch kleinere, aber convexe Schötchen gekennzeichnet sind.

In den Classen VII und VIII mit triangulären Schötchen gibt es sicher-

lich auch ebenso ursprüngliche Arten wie in den beiden besprochenen Gruppen. Die Arten *C. Druciana*, *C. turoniensis* und *C. anglica* in der Classe I scheinen von den triangulären Schötchen einen Einschlag erhalten zu haben. Die Classen IV und VI deuten durchgemachte Reductionen an, was natürlich nicht den Zusammenhang mit den vorigen Gruppen und eine vorausgegangene Kreuzung ausschliesst. Oben besprachen wir die durch Kreuzung entstandenen Formen. Auf diesem Wege wird es möglich sein, unendlich viele neue Formen von Blättern und Schötchen zu erzeugen, die mit den jetzt existierenden übereinstimmen.

9. **Standort, Einwanderung, Artbildung.** Die *Capsella* ist im wesentlichen von der menschlichen Cultur abhängig und wächst haupsächlich dort, wo Menschen wohnen. Es ist jedoch möglich, dass sie in gewissen Ländern am Strande eine selbständige, ursprüngliche Existenz hat. An den schwedischen und norwegischen Süd- und Westküsten gedeiht sie sehr. An unserer Ostküste ist sie dagegen nur in Skåne und auf Öland spärlich angetroffen worden (1 S. 5, 2 S. 93). Ist das Meeresufer ihr ursprünglicher Standort, oder gehört sie zur Cultur und verbreitet sie sich gelegentlich an der Küste? Für mehrere Unkräuter, die sich ähnlich verhalten, bleibt die Frage noch offen. — Die schwedischen *Capsella*formen sind in der Haupsache nach der Eiszeit eingewandert, bzw. neugebildet. Sie sind von Westeuropa her mit den Menschen gekommen, aber auch von Osten, wo die Inseln von Åland und Kvarken wie zwei Brücken die Völker mit dem Osten verbinden. Bezüglich den *Capsella*arten gibt es eine auffallende Übereinstimmung zwischen Nordschweden, Stockholm und Finland, und andererseits zwischen Südschweden und Westeuropa.

Unter den studierten Arten aus Südamerika und U. S. A. habe ich stets Formen aus Frankreich und Südeuropa erkennen können. Daraus scheint sicher hervorzugehen, dass dieselben Formen aus Europa mit der Emigration verschleppt worden sind (2 S. 93). Wir können annehmen, dass die *Capsella* sich nicht leicht von Ort zu Ort verbreitet. Wahrscheinlich ist reger Verkehr oder Massentransport von Menschen hierfür erforderlich. Einzelne Formen können wohl durch Zufall importiert worden sein. Die *C. latisiliqua* bei Rosendal scheint ein solches Beispiel abzugeben. Vielleicht auch die *C. cuspidata* daselbst. Beide erinnern an die von südlichen Arten neugebildeten Formen in meinem Garten (vgl. Fig. I).

Stockholm und Tjust liegen beide an der Ostküste und nur 200 km. von einander entfernt. Jedoch haben sie kaum eine identische Art gemeinsam. *C. hians* in Tjust ist wohl *C. cuspidata* gleich, ebenso *C. kyphosa* und *C. longisiliqua*, *C. calmariensis* und *C. tibelensis;* alle diese zeigen Ähnlichkeit, identisch sind sie aber nicht. Das Unkraut sonst ist in den beiden Landschaften gleich, nicht aber die *Capsella*arten. Concave Schötchen und lunuläre Blattform sind in Stockholm selten, in Tjust reichlich vertreten. In meinen Gärten in Stockholm und bei Westervik verschwanden schnell alle aus fremden Gegenden cultivierten Rassen. Nur die zum Garten gehörenden blieben. Ebenso blieben die südeuropäischen Formen in beiden Gärten recht lange.

Die von Süden einwandernden Arten waren schon hybrid, oder sie kreuzten sich unterwegs mit Arten, die während der Eiszeit einen Standort, vielleicht an

der Küste, gefunden hatten. Die vorwärts drängenden Formen behaupteten sich, wo sie einen passenden Standort fanden. Die Formen sind sehr wählerisch. Die Kreuzungsproducte derselben Arten haben verschiedene Ausprüche. Die meisten verschwinden, einzelne gedeihen. In verschiedenen Ländern ist der Import ungleich, und die Umwelt in verschiedenen Landschaften ist es auch. So erklärt sich die so wechselnde Capsellaflora. Die vielen nur lokal gefundenen Formen bezeugen ihre lokale Entstehung. Der erschwerte Transport an neue Ortschaften erklärt weshalb die lokal entstandene Form lokal bleibt. Bei der Bildung der Capsellaformen hat gewiss auch die Mutation ihre Bedeutung gehabt. Zweifelsohne setzt sie fort, neue erbliche Varietäten zu erzeugen; nunmehr scheint sie aber nicht, die schon gewonnene Stabilität viel zu beeinträchtigen. Das Leben erzeugt eine Unmasse von neuen Formen, jeder Standort behält, was dort concurrenzfähig ist. Das gilt überall, sowohl für Capsella wie für die übrigen Lebewesen. Überall walten Ursache uud Wirkung.

III. Capsella Heegeri. Spontane Pflanzen in Cultur.

Es ist eine alte Erfahrung, dass in den Gärten eingepflanzte spontane Arten manchmal steril werden. LINNÉ und DARWIN sprechen davon. *Digitalis purpurea*, aus Kville an der Westküste, säet sich in meinem Garten seit 1914 reichlich aus. Die ersten Jahre tauchten nicht selten sterile Individuen auf, die durch ihre festsitzenden, trockenen Blüten in die Auge fielen. Auf einem Standort waren von 20 Individuen 4 steril. Nach einigen Jahren zeigte sich die Sterilität nicht mehr. Andere Veränderungen entstanden auch gleichzeitig, die meisten auf gebranntem Boden (loco exusto): 1) Zwerge, klein von Wuchs, mit kleinen Blüten und glänzenden Blättern, fertil, mit keimenden Samen; 2) hohe Individuen mit dunkleren, dicht sitzenden Blüten und festen Blättern, Frucht nicht konisch; Nachkommen auch mit dichten Blüten. *Digitalis*-formen von anderem Ursprung kamen gleichzeitig nicht vor. Bei *Digitalis purpurea*, aus einem Geschäft bezogen, wurden 1924 bei einem Nachbar gipfelständige Pelorien entdeckt, die 10 Staubfäden zeigten und steril waren (vgl. DE VRIES Mutat. Theorie I S. 568). — *Onopordon Acanthium*, aus einem Standort in der Nähe, säet sich im Garten reichlich aus. In einem Jahr erschienen 2 Individuen mit breiten, platten, schlaffen Stengeln ohne Hauptstamm — fasciata. Blüten und Samen derselben zusehens normal.

1. **C. Heegeri in der Literatur.** Sie wurde auf dem Messplatz von Landau 1897 entdeckt. Wenige sehr grosse Individuen ein paar Sommer, nachher wurde der Platz verändert und die Art verschwand. SOLMS-LAUBACH prüfte die Constanz der neuen Art in zwei sehr sorgfältig ausgeführten Culturen und fand eine »nahezu absolute» Constanz. Unter 334, bzw. 382 Individuen fand er nur eine einzige *C. b. p.* (Botan. Zeitung 1900 S. 174). SOLMS nimmt an, dass die *C. b. p.* trotz allen Vorsichtsmassregeln aus fremden Samen stammte. Er findet, dass *C. H.* sich nur in einem Merkmal, nämlich der frühen Sistierung der Carpellentwickelung, unterscheidet, dass sie also eine Hemmungsbildung ausmacht und eine erblich constante Derivatform repräsentiert. Die Rück-

schlagsfrüchte entstehen ausschliesslich aus solchen Blüten, deren Entfaltung aus unbekannten Gründen den nächst höheren gegenüber im Rückstande bleibt.

SHULL hat die Blattform durch Kreuzung analysiert. Die Form wird heteris (fiedrig und kyphos) genannt und mit AB bezeichnet. Nach Kreuzung mit einer ganzrandiger Form, ab bezeichnet, entstehen alle 4 Blattformen SCHULLS im Verhältniss 9: 3: 3: 1. In F_1 blieb die Heterisform ziemlich dieselbe (Bursa b.-p. und B. Heeg. Washington 1909 p. 55). Die triangulăre Schötchenform der *C. b. p.* entsteht durch 2 von einander unabhängige Gene; wenn beide abwesend sind, bildet sich die *Heegeri*-form. Bei Kreuzung zeigen alle F_1 triangulăre Schötchen, in F_2 treffen wir das Verhältniss 1 *C. H.:* 15 *C. b. p.* (Zeitschr. induct. Abstam. XII S. 97, 1914). DAHLGREN kreuzte *C. H.* mit Pollen von *C. densa;* F_2 ergab 17 *C. H.* und 71 *C. b. p.*, also 1: 4. Mit einer apetalen *C. b. p.*, vielleicht *C. triangularis*, erhielt er 17 *C. H.* und 394 *C. b. p.*, d. h. 1: 15 (Sv. Bot. Tidskr. 9 S. 398; 13 S. 57). *C. perhians* gab 14 *C. H.* und 238 *C. b. p.*, etwa 1: 15 (Hereditas 1924 S. 222). Obenerwähnte *C. densa* hat eine aparte Schötchenform, die ziemlich mit *C. lata* übereinstimmt (Fig. VI: 1 a). Diese letzte Form werden wir gleich näher besprechen. Es ist nicht a priori sicher, dass alle Kleinarten von *C. b. p.* sich in Bezug auf *C. H.* gleich verhalten müssen.

2. **Forma atavica Wittrock mnscr.** In Culturen von *C. H.* fand WITTROCK 1907 eine neue Form. Einige sehr grosse Individuen trugen Schötchen, die sich recht lange dreieckig hielten, aber allmählich vor dem Reifwerden in die *Heegeri*form übergingen. Diese Riesen trugen auf jedem der vielen Zweige etwa 70 Früchte. So grosse Üppigkeit sah ich in meinen Culturen niemals, sie stand mit übermässiger Düngung in Zusammenhang. SOLMS Rückschlagsfrucht und die von *Cystopus* verursachte Deformität haben mit WITTROCKS f. *atavica* nichts Gemeinsames, weil diese schliesslich die *Heegeri*-form annimmt und nicht steril ist. Von Samen aus einer »intermediären» Fruchtform erhielt WITTROCK in der ersten Generation ein Individuum mit andauernd dreieckigen Schötchen. Ich habe die wenigen Samen dieses Individuums cultiviert und erhielt eine sehr spärliche Cultur, die noch fortgesetzt wird. Die Samenbildung ist sehr reduziert.

3. **Mutationen bei C. Heegeri.** Fig. VI zeigt in 1 *a C. lata* aus Bonn, die eine auffallende Ähnlichkeit mit f. *atavica* besitzt. Die letztgenannte und den Übergang zu *Heegeri*-früchten zeigt 1 *d*. In *c* finden wir die bleibenden dreieckigen Schötchen eines Individuums und in *b* die Nachkommen derselben in 2 Generationen. Alle diese dreieckigen Schötchen können für *C. lata* gehalten werden. — Seit 1910 habe ich *C. lata* nie, und im Garten in Tjust überhaupt nicht cultiviert. Es ist deshalb ausgeschlossen, dass *C. lata* meine Culturen von *C. H.* irgendwie direkt beeinflusst hat.

SOLM hat das in der *Heegeri*-cultur angetroffene Individuum von *C. b. p.* nicht näher untersucht. Die Cultur derselben hätte vielleicht die von mir studierte Tatsache offenbart. Die Rasse, die ich in Tjust bei Westervik seit 1910 fleissig cultiviere, habe ich von WITTROCK erhalten. Sie zeigte sich von Anfang an sichtlich constant. In jeder grösseren Cultur sah ich wohl ein oder

ein paar verdächtige Individuen von *C. b. p.* Erst 1914 fing ich an, die in den *Heegeri*-culturen vereinzelt auftauchenden Individuen apart zu säen. Gleich entdeckte ich, dass sie *C. H.* abspalteten. Meine Rasse erzeugt etwa 1 *C. b. p.* : 100 *C. H.* Ich habe etwa zwanzig Mal reine *C. H.* in grosser Menge gesäet, manchmal stammte die Saut von mehreren Individuen, manchmal von einem einzigen Riesen.

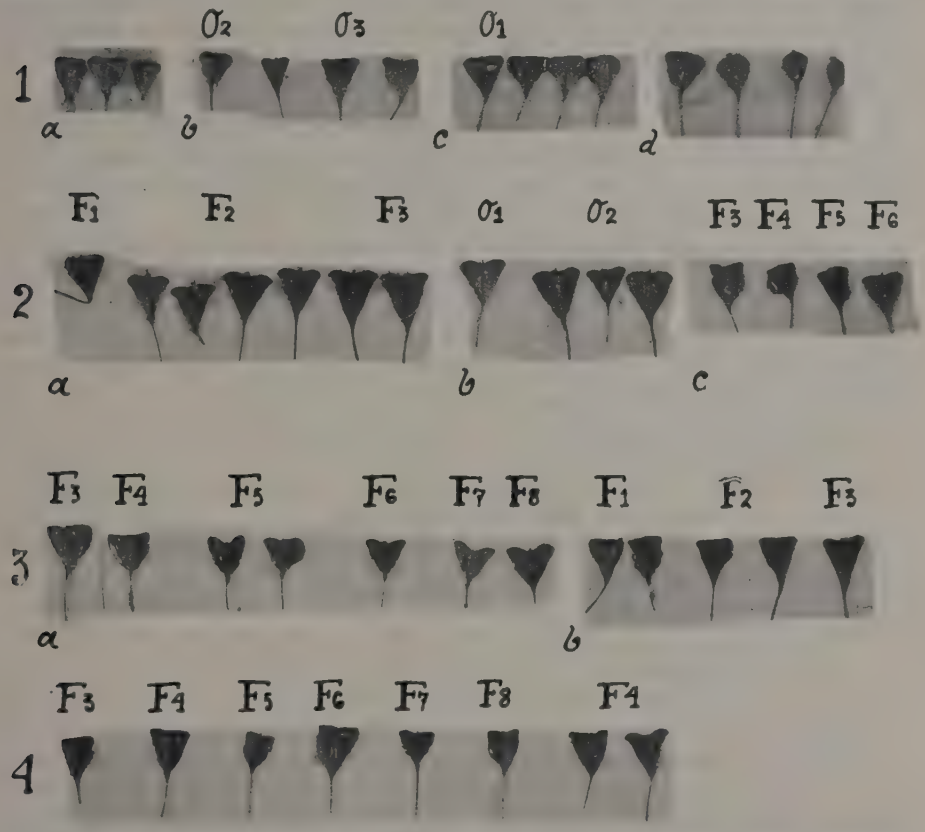


Fig. VI. 1 *a C. lata* aus Bonn; *b, c, d C. Heegeri* f *atavica, d* geht zu *C. H.* über; *b, c* constant; 2, 3, 4 in Culturen von *C. H.* mutierte Individuen: 2 *a* und 3 *b* zeigen 3 Generationen von F_1 an; in 2 *c*, 3 *a* und 4 habe ich 3 Serien von demselben Mutanten demonstrieren können.

Die gewonnenen Rassen von *C. b. p.* sind einander recht ähnlich; die Schötchen sind klein, gewöhnlich 6×5 mm., triangulär mit unbedeutenden Ausrandung. Manchmal sind jedoch die Schötchen länglich und schmal und sogar ziemlich ausgerandet. Sie gehören wohl alle zu meiner Classe IV, zu der *C. lata* gehört, aber einige nähern sich den Schötchen von einigen *Rubella*-sprösslingen. Niemals bildeten sich diejenigen grossen und groben Schötchen, die die Classen XI, XII und V auszeichnen, ebensowenig wie die lancettlichen Formen in der Classe X (2 S. 50). Die in *Heegeri*-culturen direct erzeugten *C. b. p.* bezeichne ich mit F_1. Die F_2 mendeln gewöhnlich deutlich im Ver-

hältnis 1 : 3. Weil die F_1 oft klein sind, ist die Zahl der Samen zu gering, um das Verhältnis ganz genau zu geben.

Fig. VI: 2 *a* zeigt 3 Generationen von F_1 an. Diese in einer *Heegeri*-cultur gefundene *C. b. p.* trug breite Blätter und am Blütenstiel ein Deckblatt; sei erzeugte in F_2 21 *C. H.* und 40 *C. b. p.* Die dritte Generation, aus einem Individuum, bestand aus 60 *C. b. p.* In allen diesen Familien trianguläre Schötchen, etwa 6×7 mm., schwache Ausrandung. 3 *b* zeigt wieder 3 Generationen: F_1 ist breitlappig und erzeugt knappen Nachwuchs; F_2 zeigt ein Verhältniss 2 : 4, F_3 1 : 6. Alle Schötchen sind schmal, etwa 5×6—8 mm., kaum ausgerandet. Von einem in der *Heegeri*-cultur erschienenen Individuum habe ich drei Serien in vielen Generationen beobachten können. Sie sind in 2 *c*, 3 *a* und 4 dargestellt. Die Schötchen derselben sind nicht ganz gleich, ihr Verhalten überhaupt ist es auch nicht. In der folgenden Tabelle werden sie in den 3 ersten Serien aufgenommen.

Das Verhältnis in jeder Geschwistergruppe zwischen *C. H.* und *C. b. p.* wird in der Tabelle beleuchtet. Die 3 ersten Serien gehen vom selben Mutanten, die übrigen von je einem Mutanten aus. Sechs von den 7 Serien sind in Fig. VI abgebildet. Die Geschwistergruppen gehen alle von nur einem Individuum aus. In der Tabelle giebt das Verhältniss zuerst die Zahl von *C. H.*, nachher von *C. b. p.* an.

Serie 1 (Fig. 2 *c*) F_2 10 *C. b. p.*; F_3 15 : 45; F_4 2 : 7; F_5 3 : 14; F_6 2 : 20.
2 (3 *a*) F_2 10 *C. b. p.*; F_3 8 : 40; F_4 8 : 20; F_5 7 : 27; F_6 2 : 7; F_7 10 und F_8 50 *C. b. p.*
3 (4) F_2 10 *C. b. p.*; F_3 8 : 40; F_4 45, F_5 3 *C. b. p.*; F_6 3 : 8; F_7 1 : 15; F_8 1 : 30.
4 (2 *a*) F_2 21 : 40; F_3 60 *C. b. p.*
5 (2 *b*) O_1 7 : 12; O_2 11 : 35.
6 (3 *b*) F_2 2 : 4; F_3 1 : 6.
7 F_2 4 : 10; F_3 3 *C. b. p.*, F_4 1 : 10; F_5 2 : 16; F_5 15 *C. b. p.*

Wie wir sehen, sind die Zahlen der Geschwistergruppen oft klein, aber jedoch geben sie eine gewisse Richtung an. Für uns ist es wichtig zu erfahren, ob das Verhältniss 1 : 3 oder 1 : 15 angegeben wird. Nur ganz einzelne Geschwister, alle mit kleinen Zahlen, deuten 1 : 15 an, die allermeisten eher 1 : 4 oder 1 : 2. Summieren wir die Gruppen, die sowohl *C. H.* wie *C. b. p.* enthalten, finden wir 91 von den ersten und 366 *C. b. p.* oder 1 : 4. Das Verhältniss 1 : 15 ist fast völlig ausgeschlossen. Nach SHULL und DAHLGREN wäre bei zufälliger spontaner Kreuzung das Verhältniss 1 : 15 zu erwarten. Wenn dagegen eine Mutation bei *C. H.* eingetreten wäre, und eine mutierte Gamete mit einer normalen vereinigt hätte, musste das Verhältniss 1 : 3 eintreten. *Also nehme ich an, dass bei Cultur von C. Heegeri eine Mutation manchmal vorkommt; ein rezessiver Faktor geht in einen dominierenden über, woraus Aa entsteht.*

4. **Entstehung von C. Heegeri.** SOLMS fand, dass *C. H.* sich nur in einem einzigen Merkmal, der frühen Sistierung der Carpellentwickelung, von *C. b. p.* unterscheidet (*a*. S, S. 173). Es ist wohl anzunehmen, dass alle ihre

übrigen Merkmale hier und da unter den Hunderten von Kleinarten wiedergefunden werden können. Mehr von Wert wäre es gewiss zu erfahren, ob es ein Kleinart giebt, die völlig, mit Ausnahme von der Schötchenform, mit *C. H.* übereinstimmt. So eine Kleinart habe ich nicht getroffen, und es fragt sich, ob sie existiert. Vielleicht ist *C. H.* nicht durch Mutation und allein durch Sistierung der Fruchtentwickelung, sondern durch Kreuzung entstanden. Bei *C. H.* findet man nicht so selten ein 2 mm langes Deckblatt am untersten Blütenstiel. Dasselbe kommt auch bei den eben besprochenen Mutanten vor. Bei *C. b. p.* habe ich es sonst kaum gesehen. *C. H.* kennzeichnet sich auch durch einen hohen, festen Stengel, der ungewöhnlich viele, recht grosse Blätter trägt. Vielleicht deutet das besprochene Deckblatt einen Zusammenhang mit der Niegung, viele Stengelblätter zu bilden, an. Weiter hat *C. H.* breite Wurzelblätter, die gewöhnlich feinfiedrig und lunulär zerschnitten sind. Die Übereinstimmung der Blätter mit *C. rubella* fiel mir gleich in die Augen und ich photographierte beide zusammen (1 S. 15, 17). Überdies haben *C. rubella* und *C. H.* noch 2 Merkmale gemeinsam, kleine Samen und Rosetten, die im Herbst nicht blühen.

Unter den *Heegeri*-mutanten und ihren Nachkommen war ein anderer, ganz ausgesprochene Blattform gewöhnlich. Die Blätter waren nämlich bis 3 cm. breit, wenig eingeschnitten, selten feinfiedrig, meisten ganzrandig. Die Stengelblätter sind auch hier reichlich vorhanden, ganzrandig und recht breit. Die Rosetten blühen im Herbst. Stengel recht fest. Diese Beschreibung der Mutanten stimmt mit *C. lata* aus Bonn auffallend gut überein. Auch die Schötchen sind gleich. In der Fig. VI sahen wir in 2 *a* und *b* Schötchen, die *C. lata* gleich sind. Alle meine Mutanten sind aber nicht ganz gleich. In 3 *a* sind fast alle Schötchen von einem anderen Typus mit breiter, recht tiefer Ausrandung. Diese Form wiederfinden wir in Fig. 1 3 bei *C. mediterranea* und *C. Batavorum*. Auch die keiligen Schötchen in VI: 3 *b* sind mit *C. lata* unvereinbar, und ebenso die manchmal vorkommenden lunulären Blätter. Es ist gewiss möglich, dass *C. H.* durch Mutation aus *C. lata* entstehen könnte. In meinen Culturen entstanden ein paar Mal vereinzelte *C. H.*, seitdem ich in mehreren Generationen nur *C. b. p.* erhalten hatte. Ich führe als Beispiel F 6 in der Tabelle Serie 3 (Fig. VI: 4) an. Vielleicht liegt hier Mutation vor.

Bei WITTROCK's f. *atavica* stimmen die Schötchen mit *C. lata* gut überein. Meine Mutanten weisen in dieselbe Richtung. Die *C. lata* hat also viel mit *C. H.* zu tun. Bei meinen Mutanten ist nicht nur *ein* Merkmal von *C. H.* verändert worden. Kann die Mutation *eines* Faktors alles erklären? NILSSON-EHLE erklärt Fälle, in denen der typische Charakter über den atavistischen dominiert, durch das Vorhandensein eines Hemmungsfaktors bei den typischen Formen, welcher auf einmal mehrere Merkmale unterdrückt. Bei der Annahme eines Hemmungsfaktors wird es verständlich, dass Eigenschaften einander korrelativ begleiten und scheinbar als nur eine Einheit auftreten. Der Hemmungsfaktor besitzt dann die Fähigkeit, die äussere Manifestation mehrerer anderer von einander unabhängigen positiven Faktoren auf einmal zu verhindern. Durch Wegfallen eines Hemmungsfaktors wird gewisser Erfahrung nach eine starke diskontinuierliche Veränderung bewirkt. Dieselbe innere Veränderung kann je nach Umständen sehr verschiedene äussere Manifestation zeigen. Das spon-

tane Wegfallen des Hemmungsfaktors bezeichnet eine scheinbar positive Mutation, die in Wirklichkeit nur negativer Art ist. Dadurch können mehrere ganz verschiedene äussere Eigenschaften gleichzeitig hervortreten, vor allem wenn mehrere verschiedene positive Eigenschaften auf einmal auftreten. Mehrere äussere Merkmale werden durch einen Hemmungsfaktor auf einmal unterdruckt. Die Wirkung mehrerer selbständiger Faktoren wird auf einmal aufgehoben bzw. gehemmt (Spontanes Wegfallen eines Hemmungsfaktors beim Hafer. Zeitschr. f. Abstammungs-lehre, 1911, Bd. V). Diese Erklärung scheint mir für vorliegenden Fall, in dem *C. H.* zu *C. b. p.* zurückgeht, sehr beachtungswert zu sein. Die beobachteten Veränderungen sowohl bei Schötchen wie Blättern können auf diesem Wege vielleicht völlig erklärt werden.

Wie ist *C. Heegeri* entstanden? Wir können uns zwei Wege vorstellen, erstens durch Mutation. In einer *C. lata* nahe stehenden Kleinart kann aus AA Aa sich bilden. Nach Kreuzung von zwei Gameten mit Aa entstehen 3 Individuen mit triangulären Schötchen und ein aa, *C. Heegeri*. Zweitens durch Kreuzung zwischen zwei Kleinarten, die eine *C. lata* gleich, die andere *C. rubella* nahe stehend.

IV. Bildung neuer Arten in unserer Zeit.

1. Übersicht über im Freien entstandene schwedische Hybride. Ich suche nach den Kreuzungsproducten, die im Freien sich behaupten können. Die floristischen Arbeiten liefern zahlreiche Beschreibungen über Hybride, äussern sich aber öfters nicht mal über Sterilitet und Fertilität, noch seltener über ein Fortbestehen. Nichtdestoweniger haben diese Angaben für uns einen Wert. O. NORDSTEDT hat 1920 alle »prima loca plantarum suecicarum» für jede spontane und verwilderte Art und Unterart, sowie für die Hybride zusammengestellt (Botan. Notiser. Bilaga). Hieraus entnehmen wir, welche schwedischen Formen, soweit bekannt, sich kreuzen und welche sich spontan nicht kreuzen. Nach diesen Angaben und nach einigen Floren teile ich vorläufig unsere Hybride in folgenden 5 Gruppen ein. Zuerst erwähne ich einige Genera, bei denen Kreuzungsproducte kaum entdeckt worden sind. Sogar in Genera mit zahlreichen Arten scheinen Hybride unbekannt zu sein: *Geranium, Lamium, Prunus, Campanula, Orobus, Trifolium, Melampyrum, Plantago, Saxifraga, Chenopodium, Arabis, Capsella, Silene, Allium, Gagea,* mehrere Umbellaten u. s. w.

1) Fremde Arten, die in späterer Zeit importiert worden sind, haben oft Hybride erzeugt: *Galium Mollugo, Medicago sativa, Thymus chamædrys, Tragopogon porrifolius, Papaver Rhoeas, Senecio viscosa, Linaria striata, Centaurea nigra, Lolium temulentum* u. a.

2) Schwedische Arten, die auf verschiedenem Standort gedeihen, kreuzen sich gelegentlich, wenn sie sich begegnen: *Geum rivale* und *urbanum, Melandrium silvestre* und *pratense, Valeriana officinalis* und *excelsa, Menta aquatica* und *arvensis, Calamagrostis epigeios* und *silvatica* u. a.

3) Bei Wasserpflanzen trifft man auffallend oft Hybride: *Potamogeton, Sparganium, Batrachium, Epilobium, Nasturtium, Carex, Veronica* u. a.

4) Mehrere Bäume sind in den meisten von unseren Provinzen constant; in einigen Landschaften, wo sie verwandten Arten begegnen, bilden sich Hybride: *Quercus Robur* und *sessiliflora, Tilia parvifolia* und *platyphylla, Ulmus montana* und *campestris* u. a.

5) In einigen Gattungen sind Hybride sehr häufig; in mehreren ist es sogar unsicher, in wie weit constante Arten vorkommen; einige bestehen aus heterozygotischen, apogamen Individuen: *Salix, Rubus, Rosa, Hieracium* u. a.

Wir kennen auch andere Gattungen, wie *Cirsium* und *Poa*, die oft Kreuzungsproducte erzeugen. Die Ursache, weshalb Hybride in gewissen Gruppen oft, in anderen kaum spontan entstehen, sind in vielen Fällen unerforscht. *Nach* JORDAN *kreuzen sich zusammenlebenden Kleinarten spontan nicht. Arten dagegen, die sich nur gelegentlich treffen, kreuzen sich oft. Dieses gilt auch C. b. p.*

2. **Flos luxurians und andere Mutationen.** LINNÉ spricht in Philosophia botanica über »luxurians flos» und meint, dass die Erscheinung meistens »ab alimento luxuriante» entsteht. Sie kennzeichnet sich durch Vermehrung der Blätter, wobei hauptsächliche Teile der Blüte verloren gehen. Einige Teile vermehren sich, während andere zurückgehen. Hierher gehören die vollen Blüten, apetale Formen, Peloria und ebenso *Plantago rosea,* bei der winzige Deckblätter zu Blättern auswachsen (p. 79). Die Monstrositäten werden von normalen Formen gebildet, oft in Cultur und durch zu reichliche Nahrung (p. 215). Zwölf Jahre später hatte LINNÉ festgestellt, dass die gefüllten Blüten nicht wieder zur normalen Form zurückführbar sind: Pæonia plena in quoeunque solo manet (Fund. Fructif. p. 13). LINNÉ schildert die Mutation, fahndet aber für Erklärung nach dem fremden Vater. In der Tat ist es noch in vielen Fällen schwer, Mutation und Kreuzung sicher zu trennen.

DE VRIES vergleicht die Entstehung von Peloria bei *Linaria vulgaris* mit den neuen Formen von *Oenothera.* Die erste ist an eine Periode nicht gebunden, sondern tritt von Zeit zu Zeit auf, von anderen Fällen unabhängig und somit polyphyletisch. Die Entstehung ist plötzlich, der Mutationscoefficient etwa 1 %, die Erblichkeit erheblich. Die Umgestaltung beschränkt sich auf die Blüten und zeigt keine Analogie mit verwandten, älteren Arten. Die neuen Oenotheren zeigen dagegen eine Umgestaltung in allen Teilen der Planzen und deutliche Analogien mit älteren verwandten Arten, was die Annahme einer bestimmten Prämutation erfordert (Mutat. Theorie I 563). Wenn die eine Sexualzelle mutiert, die andere aber nicht, muss der von ihnen erzeugten Mutant ein Bastard sein. Wir können von dem seltenen Zusammentreffen zweier, mutierten Zellen absehen (II 504). In der Tat beleuchten die Beispiele von DE VRIES den Unterschied zwischen Mutation und Kreuzung.

Unter den neueren Forschungen über erbliche Veränderungen bei Pflanzen und Tieren erinnere ich an die Hypothese von A. ERNST über Bastardierung als Ursache der Apogamie (1918), sowie an die Arbeit von WINKLER über Ursache der Parthenogenesis. Bei künstlicher Parthenogenesis entwickeln sich unbefruchtete Eier, die sich sonst nicht entwickelt hätten, es sei denn, sie wären befruchtet worden. Chemische und physikalische Änderungen lösen also die parthenogenetische Entwickelung aus. Die Befähigung dazu ist vielleicht

allgemein bei allen Eiern vorhanden, aber sie könnte sich nur unter ganz bestimmten äusseren Bedingungen betätigen. Man wird in erster Linie an die Ernährungsverhältnisse und an stoffliche Einflüsse denken, und besonders, wenn es sich um Eier handelt, die nachweislich in kräftigem Stoffaustausch mit ihrer Umgebung stehen. Das ist in besonders starkem Masse natürlich bei parasitischen Organismen der Fall. Parthenogenesis bei Tieren soll überall da eintreten, wo es darauf ankommt, günstige Lebensbedingungen in kürzester Zeit zu möglichst umfangsreicher Vermehrung der Individuen auszunutzen (Verbreitung und Ursache d. Parthenog. S. 170, 1920).

Unter Mutation versteht BAUR 1918 das Auftreten von erblich von der Ausgangsrasse abweichenden Individuen aus einem anderen Grund als Bastardspaltung. In den Untersuchungen über das Wesen, die Entstehung und die Vererbung von Rassenunterschieden bei *Antirrhinum majus* (Biblioth. genet. IV, 1924) hat BAUR wichtige Tatsachen ermittelt. Bei Cultur einer Sippe von *A. majus* entstanden wenigstens 5 % deutlich erkennbare Mutanten und mindestens eine ebenso grosse Zahl solcher, die sehr wenig von der Ausgangssippe verschieden waren, also zusammen ein Mutationskoefficient von etwa 10 % (S. 143). Diese Mutationen betreffen alle möglichen morphologischen und physiologischen Eigenschaften. Sie sind im allgemeinen nicht als monströs oder pathologisch zu bezeichnen sondern bleiben innerhalb der Norm, verringern nicht die Lebensfähigkeit, sondern steigern sie sogar gelegentlich. Die natürlichen Sippen wilder Species von *Artirrhinum* unterscheiden sich ausschliesslich durch eine grosse Zahl von mutierten Erbfaktoren. Damit ist es im höchsten Grade wahrscheinlich gemacht, dass die Unterschiede einfach durch eine im Laufe der Zeit erfolgte Summierung sehr vieler von diesen Faktorenmutationen zurückzuführen sind (S. 146). Bei der Mutation *albostriata* und *rubrostriata* schlägt ein rezessiver Mutant in die dominante Form zurück, d. h. auf einem zz Diplonten entstehen Zz-Zellen, wodurch vegetativ Zz-Klone und sexuell Zz- und ZZ-Planzen entstehen können (S. 126, 148). Bei Heterozygoten entstehen auffallend oft rezessive Sprossektoren, aus Gg entsteht gg (S. 153).

DE VRIES und BAUR bemühen sich, die Bedeutung der Mutation gross zu ziehen. Deshalb wurde einst der Begriff Præmutation eingeführt. Nach BAUR unterscheiden sich die natürlichen Sippen wilder Spezies von *Artirrhinum* von den cultivierten Formen durch eine grosse Anzahl von Erbfaktoren. Die Unterschiede wären durch eine im Laufe der Zeit erfolgte Summierung vieler Faktorenmutationen zurückzuführen. Es fragt sich aber, ob es angemessen ist, Culturrassen und wilde Pflanzen auf diese Weise gleich zu stellen.

Die Ursachen der Mutation sind noch wenig beleuchtet, Begrenzung und Definition bleibt deshalb eine offene Frage. Jedoch sind diejenigen Formen als sichere Mutanten anzusehen, die mit Ausnahme von einem mutierten Faktor völlig mit einer Kleinart übereinstimmen und keine neuen Merkmale von nahestehenden Kleinarten zeigen. Zu diesen Mutanten gehören die apetalen Formen von *C. b. p.*, ebenso die Peloria von *Linaria vulgaris*. Die Mutanten in der freien Natur haben bis jetzt nicht dasselbe Interesse beeinflösst, wie die entstandenen Hybride. Kleine Mutationen kommen gewiss oft vor. Wie viele von ihnen sich vermehren und concurrenzfähig sind, wissen wir nicht. Dass

die stark in die Augen springenden Mutanten nicht zahlreich sind, können wir annehmen. Vielleicht gehört *Picea excelsa viminalis* hierher.

3. **Zur Technik der Mutation und Mendelspaltung.** Der Begriff Mutation ist kaum einheitlich und homolog. Die Technik derselben scheint fast unbekannt zu sein, und nichts hindert wohl, dass bei verschiedenen Ursachen, z. B. bei Überfluss oder Mangel an Nahrung, ein ähnliches Resultat entstehen könnte. BAUR fand, dass in gewissen Fällen ein rezessiver Mutant in die dominierende Form zurückschlägt, und dass bei Heterozygoten oft Sprosssektoren erscheinen. WINKLER betont, dass eine Verdoppelung der diploiden Chromosomenzahl nicht zur Entstehung neuer Arten führt, die wirklich wesensverschieden von den Stammarten wären. Es kommt nur zur Entstehung von neuen Formen, die erblich constant sind, aber die Artgrenzen nicht sprengen (a. S., S. 165). Es entsteht nur eine andere Ausprägung der ursprünglichen Art. Beim Zurückschliessen von der Chromosomenzahl auf die Bastardnatur einer Pflanze ist die allergrösste Vorsicht geboten (S. 157).

Die Technik der Mendelspaltung ist besser erforscht, sie kommt durch die Reductionsteilung zu Stande. RENNER hat bei der hybriden *Oe. gracilis* zwei in genau gleicher Anzahl auftretende Pollensorten beobachtet, die sowohl in Grösse und Form, als auch in Ausbildung der Stärke den elterlichen Pollenkörnern gleichen. Was MENDEL geahnt hat, ist hier mit Augen zu sehen. Der Bastard erzeugt zweierlei Keimzellen, die den Keimzellen der Elternarten entsprechen. Die einzelligen Organismen können besonders lehrreich sein. Bei Bastarden von *Chlamydomonas* beobachtete PASCHER direct, wie F_1-Zygoten die Merkmale beider Eltern zeigten. In F_2 fand er teils die beiden Eltern, augenscheinlich unverändert, und überdies 2 Zellen, die Mittelformen der beiden ausmachten. Hier betont ILTIS, dass ähnliche Resultate Organismen voraussetzen, die sich nur durch ein Anlagenpaar unterscheiden oder Complexvererbung zeigen (ILTIS a. S, S. 256; HARTMANN Bedeutung der Vererbungserscheinungen der Haploiden. Zeitschr. f. induct. Abstam. Bd. 20 S. 1, 1918). Nach meinen Beobachtungen spalteten die Hybride der vielkernigen Typhus- und Dysenteriestäbchen die Elternformen nie ab. Die Hybride von filtrierbaren Formen können als feine Stäbchen isoliert werden, die fortwährend feine Körnchen erzeugen. Ob diese mit den Eltern z. T. identisch sind, habe ich bis jetzt nicht sicher ermitteln können.

Meine Erfahrung über Verlustmutation bei den Bacterien bezieht sich auf *B. Typhi* und *Sp. Choleræ*. In zehntägiger Einzellcultur bei knapper Nahrung bildeten sich aus den Typhusstäbchen kleinste, filtrierbare Formen, die sich nach der Isolation 15 Jahre rein erhalten haben. Sie gingen nie mehr zur Stäbchenform zurück. Die Körnchen haben ihren Entwickelungskreis, erzeugen feine protoplasmatische Fäden, Probacterien, die zu Körnchen zurückgehen. Punktförmige, ebenso wie doppelt so grosse Kerne sind mittels Heidenhains Färbung festgestellt worden. — In genügend alten Choleraculturen ist der Spirill meistens abgestorben; die vielen 0,5 μ grossen Kügelchen derselben Cultur sind als tot angesehen worden, aber sie entwickeln in Peptonlösung feinste Körnchen und Fädchen, die in meinen Versuchen nie zur Choleraform zurückgingen (8 S. 30, 39).

ENDERLEIN hat dieselben alten Cholerakugeln genau untersucht und dabei neue, sehr lehrreiche Beobachungen machen können. In einer mehr als 2 Monate alten Cultur bei 18° keimen »die Gonite» nicht mehr auf festem Nährboden, sie haben allmählich ihre Nahrungsreserven durch Verbrauch verloren, »Atrophose» entsteht. Da von aussen keine Ernährung mehr eintritt, wird das «Tochtermychomer» während seiner Bildung zur Ernährung des »Muttermychomer» verbraucht, während sich bei dem Teilungsvorgang gleichzeitig die beiden Teile des Mych nicht durch Ernährungszutritt zum vollen Volymen ergänzen können. Dieselben Gonite sind fähig, männliche und weibliche Individuen, Spermit und Oit, zu bilden, die nach geschlechtlicher Vereinigung typische Individuen und Colonien der Spezies bilden. Die aus Gonidien erzeugten Formen stellen kaum gekrümmte Stäbchen dar, die nur 0,5 μ lang, also 3 mal kürzer als der Spirill ist. Sie sind »anfangs längere Zeit sehr stenostat», gehen aber leicht in das typische Stadium über. ENDERLEIN hat die Copulation sehr genau beobachtet und beschrieben. Ebenso hat er im Hungerzustand die Kernteilung studiert: die Teilung geht eine Zeit lang, zuletzt verschwindet »das Tochtermych völlig» (Bakteriea-Cyklogenie 1925). Wie gesagt, fand ich die Cholerakugeln der alten Culturen wohl lebendig, aber sie gingen nie zum Spirill zurück. Ich vermute, dass ENDERLEIN in der Tat die Bildung von den Mutanten und die Copulation derselben studiert hat. Die Cholerakugeln, die im Plasmodianstadium bei 12° als Sporangien gebildet werden, keimen dagegen zu Choleraspirillen direct aus. Sowohl Spirill wie Sporangium ist bedeutend grösser, als die aus alten Culturen erzeugten Formen (8 S. 15). In den Versuchen von ENDERLEIN könnten, auch wenn der fertige Spirill sicher von der Cultur ausgeschlossen worden war, ähnliche Spirille aus Kugeln einer nicht genügend alten Cultur neu entstehen. Es ist nämlicht nicht sicher, dass alle gleich aussehenden Cholerakugeln homolog sind. ENDERLEIN *hat mit aller Wahrscheinlichkeit die Technik einer Mutation beschrieben.*

Bei knapper Nahrung entsteht bei gewissen Bakterien eine vegetative Verlustmutation. Die normale Zellteilung wird allmählich unmöglich gemacht. Gewisse Teile der Kerne gehen verloren, und zwar in verschiedenem Grade. Meine Erklärung bedeutete also, dass unter gewissen ungünstigen Verhältnissen das Leben doch Generation nach Generation fortsetzt, und dass zuletzt neue reduzierte Formen entstehen, die zum Ursprung nicht mehr zurückgehen.

4. **Studien über einige Hybride und Mutanten.** *A. Melandrium rubrum* × *album*. *M. rubrum* braucht einen feuchten Standort und wächst in Gebüschen, an Ufern, in Brüchern. *M. album* ist ruderalis und fordert trockenen Boden. Die erste Art habe ich oft an ihrem Standort beobachtet und dort nie Hybride gesehen, Jahr für Jahr zeigt sie sich constant. Wenn die andere Art in der Nähe auftaucht, trifft man bald Hybride. Aber diese wachsen in der Feuchtigkeit nicht. SHULL hat *M. dioica* aus verschiedenen Länden cultiviert und behauptet, dass nur die Collectivart, nicht *B. rubrum* und *album* als Arten aufrecht gehalten werden können (Amer. Journ. Botany 1923, p. 223). Dabei ist der verschiedene Standort beider Kleinarten nicht berücksichtigt. In Schweden wächst *M. rubrum* sehr oft genügend getrennt und bleibt constant. In Nordschweden gibt es Gegenden, wo hybridähnliche Formen in den Äckern

häufig sind. Dort haben sich wahrscheinlich auch constante Formen aus den Hybriden entwickelt. *B. Valeriana baltica C. Pleijel* (Acta Hort. Berg. VIII S. 82, 1924). Diese Art wurde in den fünfziger Jahren auf der Insel Lucernan bei Westervik entdeckt, und nur dort ist sie noch zu finden. PLEIJEL fing 1898 an, sie in Cultur zu beobachten und fand sie constant. Sie hat mehrere Merkmale und unterscheidet sich nicht nur durch Ganzblättrigkeit (Bot. Notis. 1907 S. 268). PLEIJEL hat auch ihre Hybride studiert. *C. baltica* × *officinalis* kommt auf der genannten Insel vor, sie bildet sich auch, wenn die Arten zusammen cultiviert werden. *V. excelsa* × *officinalis* ist steril.

Ich habe seit 1909 *C. baltica* in einer Cultur beobachtet, die jetzt 25 Jahre alt ist und jährlich 50—100 blühende Individuen erzeugt. Ich habe eine nahezu absolute Constanz feststellen können. Die Cultur vermehrt sich reichlich durch die Saat. Vor 10 Jahren sah ich ein Individuum mit etwas eingeschnittenen Blättern, 1924 wurden 3 solche endeckt und apart gepflanzt, ihre Saat wird weiter cultiviert. An dem 100 m. entfernten Strande wächst *C. officinalis*. Dort habe ich auch *C. baltica* angepflanzt und seitdem treffe ich dort unter den Eltern auch Hybride. Ich habe die loca natalia 2 mal besucht. *V. baltica* wächst dort auf einer ganz kleinen Schäre, die mit der Insel zusammenhängt. Hier hat sie einen Standort für sich in den Gebüschen gefunden, wo sie ihre Constanz hat behalten können. Am Strande sonst gedeiht *V. officinalis*, und wo *V. baltica* dort erscheint, findet man unter den Eltern auch Hybride.

Ich fand *V. excelsa* auf der Insel Spärö, 5 km. von Lucernan entfernt. Ob bei Kreuzung *V. officinalis* × *excelsa* die fertile *C. baltica* entstehen kann, bleibt zu erforschen. Directe Kreuzungsversuche können die Frage lösen, vielleicht werden auch die in der *Baltica*-cultur auftauchenden neue Formen Licht über die Artbildung verbreiten. Ebenso wie bei *C. Heegeri* könnte die Cultur der abweichenden Formen die Frage beleuchten.

C. Geum rivale × *urbanum*. *G. urbanum* wächst trocken und im Schatten, *G. rivale* auf offenen Wiesen, wo es etwas feucht ist. Begegnen sie sich an Fahrstrassen, an Gräbern und dgl. kreuzen sie sich. Der hübsche Hybrid mit den grossen, gelben Blüten, *G. intermedium*, braucht ebenfalls einen besonderen Standort, er vermehrt sich reichlich im Schatten, in Gebüschen und hohem Gras auf feuchtem Untergrund. Auf so einem Standort traf ich noch nach 25 Jahren *G. intermedium* augenscheinlich unverändert. Andere Hybride derselben Eltern findet man auch nicht selten.

1915 erhielt ich 4 Individuen aus einem Hain in der Nähe von Upsala. Diese cultiviere ich noch. Ein von diesen hatte schwache Samenbildung; die 3 übrigen, die ich *a, b, c* nenne, verhielten sich in der Cultur wie folgt. *Forma a* ist bis 50 cm. hoch und von der Wurzel an sehr verzweigt. Samen rot, Blüten offen, 3 cm. in Diam., Krone und Kelch gleich lang; Blumenblätter aussen rot, innen gelb; Blatt dunkelgrün, Fruchtboden lang gestielt. 1925 zeigten sich mehrere Individuen gleich, aber 3 waren recht verschieden: eines hat den Fruchtboden kaum gestielt; eines hat gelbe Samen, eines ist kleiner und *G. rivale* ziemlich ähnlich. *Form b* ist auch hoch und reichlich verzweigt; Fruchtboden kaum gestielt; Krone gelb, etwas kürzer als der Kelch; Samen rot. Mehrere Individuen fast gleich, eines ist aber kleiner und *G. rivale* ähn-

lich. *Form e* ist ebenfalls hoch und recht verzweigt; Fruchtboden kaum gestielt; Krone ziemlich offen, rotgelb; Kelch rot; Samen rot; Blatt ziemlich hellgrün. Ein Individuum dunkelgrün, *G. rivale* ähnlich.

Es ist mir nicht gelungen in diesen Culturen ein ganz constantes Individuum zu isolieren. Dieses schliesst natürlich nicht aus, dass einzelne constante Formen abgespaltet waren. GÄRTNER fand *G. intermedium* constant, wenn die Form nicht mit fremden Individuen sich kreuzen konnte. In der Natur sollte man also nur in dem Falle Constanz finden, wenn der Hybrid einen vor Eltern und anderen hybriden Formen geschützten Standort gefunden hat. Die Individuen aus Upsala waren nicht identisch, die drei fertilen Individuen zeigten sich nicht constant.

D. Verbascum nigrum gymnandrum und leucandrum Areschough. Die erste von diesen Varietäten hat glatte, violette, die zweite weisswollige Staubfäden. Beide sind in Skåne, in Kalmar Län, sowie in Tjust bei Eds Kirche und bei Segersgärde in Lofta beobachtet worden. Am letzten Orte habe ich beide während 15 Jahre studiert. N. J. ANDERSSON soll sie daselbst schon vor 50 Jahren gesehen haben. Bei Segersgärde wachsen beide genau an den Grenzen des Obst- und Gemüsegartens. Sonst machen sie sich in der Gegend nicht bemerkbar. *V. gymnandrum* tritt hier jedes Jahr mit etwa 10 blühenden Individuen hervor; *V. leucandrum* fristet mit höchstens ein paar Individuen ein kümmerliches Dasein. Ich habe seit 1914 beide, entfernt von einander und von fremden Arten, im Garten cultiviert. Gleich nach oder auch vor dem Aufblühen werden die Staubfäden der Individuen untersucht und alle violettwolligen sogleich mit den Wurzeln ausgegraben. Beide Varietäten setzen nach 10 Jahren noch fort, violetthaarige Individuen zu produzieren, obgleich Bestäubung von *V. nigrum* und von Hybriden ausgeschlossen ist. Der Bestand von *V. gymnandrum* macht augenblicklich 50 blühende Individuen aus. Im Sommer 1925 hatte ich nur 6 violetthaarige fortzunehmen. Die neu zukommenden blühenden Individuen mit glatten Staubfäden waren beträchtlich zahlreicher. Ob völlig samenreine Individuen sich gebildet haben, bleibt zu erforschen.

V. leucandrum hat es sowohl in Cultur wie im Freien sehr schwierig. Nur 10 weisswollige Individuen blüten im vorigen Sommer. Die meisten neu entstandenen sind violetthaarig, noch sowie im Anfang der Cultur. 1925 müssten nicht weniger als 12 neue *V. nigrum* fortgenommen werden, während nur 4 neue *V. leucandrum* zur Blüte kamen. Die Lebensfähigkeit der Rasse lässt gewiss viel zu wünschen übrig. Constante Individuen sind nicht festgestellt worden.

Es ist möglich, dass bei den Varietäten die Haarbekleidung von Stengel und Blättern auch etwas verändert worden ist. Ich habe es nicht sicher constatieren können. Die Merkmale beider Varietäten sind durch Mutation entstanden, Merkmale von fremden Verbasca scheinen nämlich sicher augeschlossen werden zu können. Es ist wohl möglich, dass die Mutationen durch die reichliche Düngung des betreffenden Gartens zu Stande bekommen sind. Im Freien waren alle untersuchten Mutanten hybrider Natur, sie wuchsen mit der normalen Form zusammen.

E. Plantago major cristata. LINNÉ bespricht mehrere Formen von *P. major rosea;* bei einer Form: »bracteæ spicæ excrescunt in folia» (Phil Bot.

p. 80). DE VRIES bildet meine Form ab (Mutat. Theorie II 527). Dieselbe gehört in die Gärten und macht eine »samenbeständige Mittelrasse» aus (I 433). HAMMARLUND hat eine »pyramidische« *P. major* aus Vaxholm studiert, die meiner Form gleich ist. Ein wild wachsendes Individuum erzeugte 100 identische Formen und war homozygotisch. Die Form ist selbstbefruchtend, Normalährigkeit dominiert. Bei Kreuzung beider Formen entstehen 1 pyramidisch und 15 normale. Eine Selection zum Vorteil der normalährigen zeigte sich, die jedoch erst bei den jungen Pflanzen eingreift (Hereditas II 124).

P. major bracteata enthält mehrere nicht identische Formen, weshalb ich meiner Form einen eigenen Name geben habe. *F. cristata* wurde beim Bauernhof Draget in Tjust, Lofta, gefunden. Sie wuchs mit der normalen Form in gleicher Anzahl zusammen, und zwar dicht am Eingang des Hauses, wo Spülwasser ausgegossen wurde. Die Saat erzeugte beide Formen. Seit 10 Jahren nehme ich alle in der Cultur erschienenen normalen Formen gleich fort. Die Cultur enthält jetzt 100 blühende Mutanten. Im Jahr 1925 hatte ich nur 5 neuentstandene normale Formen fortzunehmen. Meine Cultur ist also nunmehr fast constant. Das winzig kleine Deckblatt von *P. major* ist bei f. *cristata* zu Blättern umgeformt worden, die gestielt sind und sogar 3 cm. lang und breit sein können. Andere neue Merkmale habe ich nicht endeckt. Die Ähre ist lang und unverzweigt, die Wurzelblätter sehr gross.

Ich habe also in Cultur 5 neue Formen untersucht: *Valeriana baltica* ist constant, oder fast constant; *Geum intermedium* war auf dem natürlichen Standort nicht constant; *Plantago major cristata* spaltete im Anfang, hat aber allmählich die Constanz fast erreicht, ebenso *Verbascum nigrum gymnandrum; V. leucandrum* ist dagegen im Freien nicht concurrenzfähig und spaltet in der Cultur fortwährend. Diese Formen von *Plantago* und *Verbascum* sind wohl mit Sicherheit durch Mutation entstanden. Keine von den Formen kann eine Bedeutung für die Vegetation beanspruchen, keine scheint sich vom Standort verbreiten zu können. *Geum intermedium* hat eigenen Standort, wo die Form üppig und lange Zeit gedeihen kann; wenn sie Constanz erreicht, kann sie gewiss als Spezies angesehen werden. *Valeriana baltica* und *Verbascum gymnandrum* kreuzen sich mit nahen Verwandten und haben deshalb besonderen Schutz nötig, um sich constant erhalten zu können.

Es ist nicht anzunehmen, dass die Kleinart immer ursprünglicher als die Kollektivart ist. Die Kleinart ist gewiss nicht immer als die Einheit der systematischen Naturgeschichte anzusehen. Erfahrungsgemäss entsteht die Kleinart oft aus den Linnéschen Einheiten und manchmal sind die letztgenannten einfach durch Aussterben nahestehenden Verwandten begrenzt worden. Weder die Kollektivarten noch die Kleinarten bilden eine homologe Gruppe.

V. Zusammenfassung. Ausblicke.

1. **Die spontane Vegetation. Status præsens.** DE VRIES giebt uns eine Übersicht über die wenigen constanten Formen, die für kürzlich entstanden angesehen werden können: *Oenothera brevistylis* und *lævifolia* (Hilversrum), *Capsella Heegeri* (Lindau), *Lychnis vespertina glabra* (Hilversrum), *Ranunculus*

arvensis inermis, *Fagus sylvatica asplenifolia* (Lippe-Detmold) (Mutat. Theorie I 476). Die schwedische Erfahrung ist nicht reicher, wir haben einige neue Formen schon besprochen. Es ist anzunehmen dass fortwährend Kreuzungen und Mutationen neue Arten erzeugen. Es sind jedoch nur wenige, die sich behaupten; noch weniger zahlreich sind diejenigen, die sich verbreiten können. Die neugebildeten sind für unsere jetzige Flora im ganzen bedeutungslos. Oben S. 62 gaben wir eine Übersicht über die bei uns beobachteten Hybride. Auch wenn wir von den fortwährend sich spaltenden Gruppen absehen, so gibt es zahlreiche konstante Arten, die sich mit Verwandten kreuzen; in neuerer Zeit entstandene samenreine Arten sind aber kaum bekannt. Am ehesten können wir solche bei Import von fremden Arten, oder von gelegentlicher Kreuzung von Arten, die auf verschiedenem Standort wachsen, erwarten. Vielleicht finden wir bei Untersuchung derartige Nova, z. B. unter Hybriden von *Melandrium album* und *rubrum* und von *Galium Mollugo* und *verum*. Die mutmasslichen Mutanten müssen auch erforscht werden, so z. B. *Picea excelsa viminalis*.

Ein gutes Beispiel von einer neugebildeten Art gibt *Viola eburnea*. GERBAULT fand 1911 in der Sarthe ein Individuum von einer *Viola:* Blätter gelbgrün, perennierend, fertil, in Cultur constant und samenrein. Die Art hat Merkmale von sowohl *V. hirta* wie *V. odorata*. Am Fundort traf er verschiedene Formen dieser Arten und nimmt an, dass *V. eburnea* direct von diesen beiden oder von Nachkommen derselben stammte (Bull. Soc. d'Agricult. Sci. Arts, Sarthe 1915). Das gefundene Individuum war vereinzelt, der Albinismus bezeugt wohl auch die mangelnde Concurrenzfähigkeit.

Die importierten Arten sind oftmals von Bedeutung. Während unseren Lebenzeit haben wir beobachten können, wie z. B. *Matricaria discoidea, Thlaspi alpestre, Elodea canadensis* sich über das Land verbreitet haben. Bei Veränderung in der Landschaft, bei Trockenlegung von Seen und Morästen, bei Gründung neuer Städte u. dgl. treten auch bedeutsame Veränderungen in der Vegetation oft hervor, neue Standorte entstehen, die von angezogenen Arten eingenommen werden. Noch mehr in die Augen springend sind Import und Verbreitung von krankheitserregenden Parasiten, die sowohl Menschen wie Tiere und Pflanzen angreifen und Manches umgestalten. Die meisten aus dem Auslande eingeführten, neuen Lebewesen verschwinden von selbst früher oder später, einige nachdem sie eine Zeit lang sich weit verbreitet hatten. Andere können sich behaupten, die allermeisten aber nur in beschränkter Anzahl.

LINNÉ stellte als Erster die in der Natur waltende Constanz durch Cultur fest. DE VRIES untersuchte die Flora bei Amsterdam und fand, dass die meisten wildwachsenden Arten in der Gegend sich »in einer immutablen Periode» befanden (Mutat. Theorie I 357), JORDANS Lebensarbeit gehört hierher, er entdeckte das bedeutsame Gesetz, dass zusammen wachsende Kleinarten samenrein sind. In der Natur waltet also die Constanz. Die Hauptmasse der Vegetation besteht aus sexuell sich fortpflanzenden, homozygotischen Individuen, die sowohl autogam wie allogam sein können. In der Natur gibt es auch vegetative Vermehrung. Noch vor kurzem nahmenmehrere Mykologen an, dass die Pilze sich fast nur vegetativ vermehren. Nunmehr weiss man, dass es nicht so ist, und dass sogar Bakterien sexuelle Fructification erzeugen können.

DE VRIES schildert treffend die jetzige Vegetation folgendermassen: Ar-

tenreiche Gattungen sind als die Überbleibsel von früheren Perioden gruppenweiser Neubildung von Formen zu betrachten. In einigen von ihnen scheint die Neubildung noch jetzt im Gange zu sein, in den meisten ist sie aber wohl bereits längst erloschen. Es sind dann die mutablen Arten ausgestorben, während die neuen, aus ihnen hervorgegangenen Formen in Bezug auf diesen Punkt zu einem stabilen Zustande zurückgekehrt sind. Kleinere, bzw. weniger artenreiche Gruppen sind gewiss in vielen Fällen durch das Aussterben mehr oder weniger zahlreicher und mehr oder weniger ungeeigneter Typen entstanden, aber wohl auch nicht selten so, dass in ihnen die Artbildung überhaupt eine wenig ausgiebige war (Gruppenweise Artbildung S. 5). Diese Darstellung bezieht sich in erster Linie auf die Mutationstheorie; die Verhältnisse bleiben jedoch so ziemlich dieselben auch bei Artbildung durch Kreuzung. Die artenreichen Gattungen sind ein Überbleibsel aus Perioden gruppenweiser Artbildung. Diese Perioden sind meistens erloschen, die allein dastehenden Gruppen und Arten weisen auf ein Aussterben zahlreicher Typen hin. Die Vegetation scheint sich jetzt in einer gewissen Stabilität zu befinden.

Wir fügen hier einige Worte über die Bedeutung des Standortes hinzu. Wir lassen dabei die durch unsere Cultur geschaffenen Wuchsplätze, ebenso wie den Schutthaufen beiseite und berücksichtigen den Standort in der freien Natur, Wald, Wiese, Berg, See, Morast u. dgl. Wir haben oben S. 3 hervorgehoben, dass so viele Pflanzen, höhere und niedere, sehr wählerisch sind und ihren aparten Standort nötig haben. Nimmt ein guter Standort grosse Flächen ein, kommen die dort gedeihenden Pflanzen häufig vor, ist er überall im Lande reichlich vertreten, werden die zugehörenden Pflanzen gemein. Ist dagegen der Standort räumlich beschränkt und nur in wenigen Landschaften zu finden, so werden die betreffenden Pflanzen selten. Wenn der Standort, z. B. durch Ablassen oberflächlicher Gewässer gründlich verändert wird, verschwindet die alte Vegetation. Auf diesem Wege, durch Ableitung des Grundwassers, ist z. B. *Malaxis monophyllos* in Schweden sehr selten geworden.

Die Pflanzen, die einen passenden Standort gefunden haben, geniessen ihr Dasein: Sie sind in die Flora vorteilhaft eingepasst, haben ihre gute Nahrung und sind vor Kreuzung mit anderswo lebenden Verwandten geschützt. Ihre Existenz ist gesichert, bis die Umwelt verändert wird.

2. **Leben und Energie. Planmässigkeit.** Die Lebewesen benutzen die Energie zum eigenen Vorteil; sie können die Gesetze der Energie nicht ändern, aber der kleinste Organismus versteht diese Gesetze für seine Existenz auszunutzen. Je höher entwickelt, desto vollständiger verwendet er diese Gesetze für seine eigenen Bedürfnisse. Sowohl die Energie wie auch das Leben wirkt nach ewigen, unveränderlichen Gesetzen. Die beiden können aber nicht mit demselben Mass gemessen werden. Die Energie ist im Grunde unveränderlich; das Leben vermehrt sich und strebt, sich über die ganze Erde zu verbreiten, ist aber den Altersgesetzen untergeordnet. Schliesslich nehmen wir an, dass das Leben sich zu höheren Formen entwickeln kann. Das Leben beansprucht, mit der Energie gleichgestellt, nicht untergeordnet zu werden (Centralbl. f. Bakter. I, Bd. 81 S. 139, 1918).

In seinem Werke Theoretische Biologie, 1920, hebt v. UEXKULL sehr

wichtige Gesichtspunkte hervor, die für meine Studien einen Wert haben, wenngleich er einen Artbegriff anführt, der weder mit den Linnéschen noch mit den Jordanschen Arten übereinstimt. Er schildert die Planmässigkeit bei Individuum und Art von der Keimung an. Auf der einen Seite stehen die Eigenschaften der Aussenwelt, die keinen richtungsgebenden Einfluss ausüben, und auf der anderen der lebendige Keim, der keine Organe besitzt, die ihm die Kenntnis der Umwelt vermitteln könnten. Und doch sehen wir, wie der Keim mit vollkommener Sicherheit bestimmte Gegeneigenschaften hervorbringt, die in eine Gruppe bestimmter Eigenschaften der Aussenwelt eingepasst sind. Seit MENDELS Entdeckung der Gene wissen wir, dass bereits in den Keimanlagen alle Fugen und Zapfen der Gegeneigenschaften vorhanden sind, die sie nur nach einer bestimmten Regel auszugestalten brauchen, dann wird die Einpassung in die Aussenwelt vollkommen sein. Die Regel der Ausgestaltung ist keine mechanische, sondern wird von anderen Faktoren getragen, als denen, die aus der Physik und Chemie bekannt sind. Diese Faktoren nennt UEXKULL Impulse. Diese sind zu Impulssystemen mit einem inneren Gleichgewicht zusammengeschlossen. Haben wir uns einmal an den Gedanken gewöhnt, dass die gesamte Leitung der Lebewesen sowohl im Einzelwesen, wie in der Art, in den Händen einer übermechanischen Naturgewalt liegt, so gewinnt das ganze Leben in der Welt einen neuen Inhalt, der der Erforschung zugänglich ist. Die Planmässigkeit der Natur als letztes Naturgesetz, wird damit wieder der biologischen Forschung eröffnet. Der Plan jedes Lebenwesens ist fest. Die Ausführung des Plans ist aber an die äusseren Umstände gebunden, die immer wieder Abweichungen hervorrufen. Diese täuschen die Variabilität der Lebewesen vor und sind für die Theorie nebensächlich. DARWIN war es vorbehalten, die Nebensache zur Hauptsache zu machen — die Hauptsache aber, nämlich den festen Plan, einfach abzuleugnen (S. 228 f.).

3. **Standort und Variation. Ursache und Wirkung.** Die Natur arbeitet scheinbar verschwenderisch. Die Pflanzen können eine unzählige Menge von Saat erzeugen; es ist undenkbar, dass die Nachkommenschaft gute Unterkunft finden könnte. Es entsteht eine furchtbare Konkurrenz sowohl zwischen den Individuen derselben Rasse, wie auch zwischen den Arten. LINNÉ spricht deshalb von bellum omnium in omnes und von einer politia naturæ, die die Anzahl der Individuen jeder Art begrenzt und die Existenz der Arten sichert. DARWIN sieht im Kampf ums Dasein den Hebel für die Entwickelung aller Organismen. Die Umwelt bestimmt über das Schicksal der Formen. Neugebildete Formen sind oft wenig konkurrenzfähig und verschwinden, andere sind kräftiger als die Eltern und verdrängen diese. Die in der vorliegenden Umwelt konkurrenzfähigste siegt. Das Resultat ist grossartig. Versumpfung ist öfters unmöglich, eine stetige Verjüngung wird bewirkt. Vereinzelte, abgelegene Teile der Erde, meistens Inseln, sind gegen Konkurrenz und Veränderungen geschützt, weshalb wenig konkurrenzfähige Formen dort vorkommen. Die Verbreitung jeder Art hängt nach DARWIN grössenteils von An- oder Abwesenheit anderer Arten, von welcher sie leben, mit welchen sie in Mitbewerbung stehen, oder von welchen sie zerstört werden ab. Diese Beobachtungen DARWINS bilden einen Schwerpunkt in der Biologie, sie wurden eine Zeit lang

mit der Selectionslehre fest verbunden und dadurch wurden, wie so oft, die Tatsache von der Doktrin verdunkelt. Ich habe 1922 DARWINS Gesetz folgendermassen formuliert: the different influences of environment on different forms (Journal of Botany, V. 60 p. 293).

Die zufällige Variation durch Klima und Boden äussert sich vorzugsweise in Ungleichheit bezüglich Grösse, Gewicht und oft aber auch bez. der Form verschiedener Organe. Sie offenbart die Fähigkeit des Lebens, sich nach den Verhältnissen einzurichten, was von grosser Bedeutung für die Erhaltung des Lebens ist. Oben S. 43 haben wir über die ungleichen Wuchsformen der *C. b. p.* zu verschiedener Jahreszeit gesprochen. Es gibt auch Variationen, die sich nur allmählich entwickeln und sogar mehrere Generationen brauchen um sich zu bilden und ebenso um zur Norm zurückzugehen. Ich nenne seit 1912 diese Variation *relative Erblichkeit* (8 S. 51). DE VRIES spricht vom Princip der Düngung der Mutterpflanze. Nicht nur an der gedüngten Pflanze, sondern vorwiegend in der nächsten Generation ist der Einfluss der Düngung auf die Variabilität zu studieren. Die am besten ernährten Samen wird man offenbar nicht von schwachen Eltern ernten. Im Gegenteil, es muss sich die Wirkung der kräftigen Ernährung der Samen während einiger Generationen häufen können. Dasselbe gilt von günstigen oder ungünstigen Lebensbedingungen (Mutat. Theorie I S. 65, 373). Bei den Bakterien stehen die Lebenszyklen in naher Verbindung mit Lebenserhaltung und Verjüngung, nach Wirtverlassen wird Fruktification eingeleitet u. s. w.

In einem Brief an NÄGELI 1873 schildert MENDEL einen concreten Fall von Bildung neuer, erblich constanter Formen durch die Umwelt: Bei temporären Störungen entstehe bei Hieracien eine Bastardbildung. Wenn die Störungen sich oft wiederholten oder bleibend würden, müssten sie schliesslich das Verschwinden der betreffenden Art selbst zur Folge haben, während es einem oder dem anderen glücklicher organisierten Bastard-Nachkommen, dem die eben bestehenden äusseren Verhältnisse zusagen, gelingen könnte, den Kampf ums Dasein mit Erfolg aufzunehmen und durch lange Zeiträume fortzuführen, bis auch ihn ein gleiches Schicksal ereilt (CORRENS 1905 S. 247).

Oft giebt der Standort den ersten Arstoss zu erblicher Mutation. Viele Veränderungen bei cultivierten Pflanzen und ebenfalls die Reductionen der Capsellaformen, z. B. am Meeresufer, leiten den Gedanken an Flos luxurians und anderen neuen Formen, die durch starke Düngung entstehen. Die Veränderungen können für die Mutanten verhängnisvoll sein, und viele von ihnen sind nicht concurrenzfähig. Durch Mutation können aber auch neue Formen entstehen, die für einen veränderten Standort passen. TURESON teilt folgende Schlussfolgerung seiner Untersuchungen mit: The facts go to shaw that the habitat type represents the genotypical response of the species-population to a definite habitat (a. S. p. 347). Ich bin nicht sicher, ob diese Schlussfolgerung die volle Wahrheit enthält.

In der freien Natur werden alle neugebildete Formen, konstante oder spaltende, sogleich einem wahren Fegefeuer ausgesetzt. Nur die am Standorte konkurrenzfähigen überleben, alle übrigen verschwinden. Auf dem eigenen Standort ist die konstante Art in der Konkurrenz stark — so lange die Umwelt dieselbe bleibt. Die Konstanz bietet den grossen Vorteil, dass keine

minderwertigen Formen erzeugt werden, bringt aber bei Veränderungen des Standortes Gefahr. Wenn der Standort nicht mehr zusagt, kann die Art nur in neuen Formen weiterleben, und diese müssen durch Kreuzung oder Mutation gebildet werden.

Ein Lebewesen kann durch einen Samen zu einer neuen und sogar einer weitentfernten Brutstätte überführt werden. Durch Zufall kann diese einen ihm zusagenden Standort ausmachen. SHULL betont, dass dabei die hybride Saat bessere Aussicht hat, sich geltend zu machen. In vielen Fällen ist das gewiss richtig. Manchmal findet die eingeführte Form in der neuen Heimat Verwandte, und eine Kreuzung mit gutem Nachwuchs kommt zu Stande. Die *Capsella*-samen werden nicht leicht herumgeführt, jedoch habe ich in Stockholm eine Form von *C. mediterranea* gefunden, die augenscheinlich nach dieser entfernten Stadt gebracht worden ist und durch Kreuzung neue Formen erzeugt hat.

In der freien Natur walten Ursache und Wirkung. Vorstellungen wie Selection, Adaptation, Kampf ums Dasein enthalten gewiss viel beachtenswertes, aber sie sind missbraucht worden und haben oft die Hauptsache, die Ursache und Wirkung, zur Seite geschoben. Der Standort der Pflanzen ist in der Biologie nicht genügend gewürdigt worden. Die Pflanzenformen sind öfters sehr wählerisch und haben ihren besonderen Standort nötig, um sich behaupten zu können. Der Standort gewährt einen relativen Schutz vor Konkurrenz und vor Kreuzung mit den Formen, die dort nicht gedeihen. Das Jordansche Gesetz, dass zusammenlebende Kleinarten sich nicht spontan kreuzen, muss weiter erforscht werden, seine Begrenzung muss festgestellt und die veranlassenden Ursachen ermittelt werden. Auch muss erklärt werden, weshalb Arten, die neu importiert werden oder sich nur gelegentlich treffen, oft spontane Hybride bilden.

Inhalt.

S.

I. Artbegriff und genotypische Grundregeln 37
1. Art und Varietät nach Linné 37
2. Die Constanz und ihr Schutz 39
3. Genotypische Grundregeln 40
II. Studien über die *Capsella*-arten 41
1. Die *Capsella*-formen in der Literatur 41
2. Lebenszyklen und Identificieren der *Capsella*-arten 43
3. Allgemeines über die Artbildung 43
4. Spontane Hybride 45
5. Künstliche Kreuzung 52
6. Die ungleiche Fruchtbarkeit der Hybride 52
7. Reduzierte *Capsella*-formen 53
8. Bildung der 12 Classen 55
9. Standort, Einwanderung, Artbildung 56
III. *Capsella Heegeri.* Spontane Pflanzen in Cultur 57
1. *C. Heegeri* in der Literatur 57
2. Forma *atavica* Wittrock. 58
3. Mutation bei *C. Heegeri* 58
4. Entstehung von *C. Heegeri* 60
IV. Bildung neuer Arten in unserer Zeit 62
1. Übersicht über im Freien entstandene schwedische Hybride 62
2. Flos luxurians und andere Mutationen 63
3. Zur Technik der Mutation und Mendelspaltung 65
4. Studien über einige Hybride und Mutanten 66
V. Zusammenfassung. Ausblicke 69
1. Die spontane Vegetation. Status præsens 69
2. Leben und Energie. Planmässigkeit 71
3. Standort und Variation. Ursache und Wirkung 72

Verkürzungen im Texte.

C. b. p. = *Capsella bursa pastoris.*
C. H. = *Capsella Heegeri.*
Sa. = Sommerannuelle Individuen.
Wa. = Winterannuelle Individuen.

Frühere Schriften des Verfassers über Arten und Artbildung.

1. Studien über *Capsella bursa pastoris* I. Acta Horti Berg. Bd. 4 S. 1, 1907.
2. Studien über *C. b. p.* II. Daselbst Bd. 7 S. 41, 1921.
3. Linnés Vererbungsforschungen. Botan. Jahrbücher Bd. 55 S. 1, 1917.
4. Linné und das natürliche Pflanzensystem. Daselbst Bd. 58, Beiblatt S. 1, 1922.
5. Linnean Species in our Days. Journal of Botany. V. 60 p. 292, 1922.
6. Origin of constant Species. Daselbst, 1924 p. 97.
7. Alexis Jordan und die Kleinarten. Svensk Botan. Tidskr. Bd. 17 S. 521, 1923.
8. Biologische Forschungen über Bakterien. Stockholm 1925.

3. Drei neue, im Bergianischen Garten gezogene afrikanische Arten.

Von

ROB. E. FRIES und ERIK SÖDERBERG.

Mit 2 Tafeln und 2 Bildern im Text.

Während der letzten Jahre wurden im Bergianischen Garten verschiedene Arten gezüchtet, die man aus Samen oder aus Zwiebeln oder Sprossen aufgezogen hatte, welche aus verschiedenen Gegenden Afrikas von spontan dort wachsenden Arten eingesammelt waren. Beim Bestimmen dieser ergab sich, wie uns scheint, dass einige von ihnen bisher unbekannte Typen darstellen. Wir halten es daher für angebracht, hier die Beschreibungen dieser neuen Arten folgen zu lassen.

Ornithogalum gracillimum R. E. Fr. n. sp. [Taf. 1].

Bulbus subglobosus, in speciminibus floriferis 0,8—1.5 cm diam., apice subito in collum tunicatum cylindricum 0,5—3 cm longum transiens. Folia circ. 3 (1—5), coëtanea, glaberrima, angustissime filiformia, a basi (in foliis exterioribus vaginante) usque ad apicem acutiusculum aequilata, circ. $^1/_3$ mm lata, semiteretia et supra paulo canaliculata, ad 10 cm longa sed vulgo multo breviora, irregulariter flexuosa. Scapus solitarius (rarius bini), erectus et saepe minute flexuosus, teres, glaberrimus, 3—8 cm longus, $^1/_4$—$^1/_3$ mm diam. Inflorescentia stricte erecta, laxa, pauciflora (floribus 1—6), subcorymbosa, post anthesin plus minus racemosa, ad 2 cm longa; bracteae scariosae, e basi ovata amplexicauli longe acuminata, 2—4 mm longa; pedicelli suberecti, stricti, 3—8 mm longi (in speciminibus cultis longiores). Tepala alba, apicem versus paulo lutescentia, exteriora summo apice minutissime virescentia; tepala exteriora ovato-oblonga, 3 (—4)-nervia, 4,5—5 mm longa, 1,75—2 mm lata, obtusiuscula et minute cucullata; tepala interiora oblonga, apice rotundata, 4—4,2 mm longa et 1,4—1,5 mm lata, 2—3-nervia. Staminum exteriorum filamenta 2,5—2,75 mm longa, 0,5 mm lata, interiorum 3 mm longa et 1 mm lata; antherae vix 1 mm

longae. Germen globosum, apice truncatum, 1,5 mm diam., stylus 1 1/3 mm longus. Capsula 4—5 mm longa. Semina nigra, irregulariter angulosa, 1,5—2 mm longa.

Africa tropica orientalis: Mt. Kenia occidentalis pr. Coles Mill ad pedem montis in duriprato, ca. 2000 m. s. m. (16. Jan. 1922; ROB. E. et TH. C. E. FRIES n. 950); Mt. Kenia septentrionalis pr. rivulum Kongoni in campo graminoso sicco ad basin montis (13. Febr. 1922; ROB. E. et TH. C. E. FRIES n. 1561). — Typus speciei: n. 950 in herb. Upsal. — In Horto Bergiano anno 1922 e seminibus et bulbis plantarum spontanearum culta et florens.

Diese interessante neue *Ornithogalum*-Art ist in erster Linie gekennzeichnet durch ihre in allen ihren Teilen kleinen Dimensionen. Die Blätter und die Stiele der Blütenstände sind äusserst schmächtig, geradezu haarfein. Erstere waren nach Messungen an in Spiritus konserviertem Material nur etwa 1/3 mm breit; an gepresstem Material erscheinen die eingetrockneten Blätter oft noch schmäler. Die Art scheint in der Länge der Blätter und der Achse recht veränderlich zu sein und ebenso auch in der Anzahl der Blüten. Die bei Coles Mill gesammelten Exemplare waren im allgemeinen schmächtiger und blütenärmer, als die von der Nordseite des Kenia herstammenden. Die letzteren besassen auch grössere Zwiebeln mit längerem Hals.

Von allen bisher bekannten tropisch-afrikanischen *Ornithogalum*-Arten ist dieser Zwergtypus wohl unterschieden. Er ähnelt mehr gewissen Kap-Arten. So erinnert er sehr an *pauciflorum* Bak., aber aus der Beschreibung und dem Vergleich mit dem Originalexemplar der Art, das ich im Berliner Museum Gelegenheit hatte zu sehen, geht hervor, dass verschiedene Arten vorliegen, was schon aus ihrem Vorkommen geschlossen werden konnte. Die Blüten von *pauciflorum* werden als rein weiss beschrieben, die Perigonblätter sind breiter, die Staubblätter sind schmal und alle gleich, die Griffel kurz. Von *rupestre* L. fil. unterscheidet sich die Kenia-Art durch kürzere Brakteen, kleinere Blüten, im Verhältnis zu den Perigonblättern längere Staubfäden, schmälere Blätter usw. Am meisten scheint *gracillimum* der Art *Schlechterianum* zu gleichen, die SCHINZ (in Bull. Herb. Boiss. II, p. 223; 1894) vom Tafelberg bei Kapstadt beschrieben hat. Exemplare von ihr habe ich nicht gesehen, sondern nur die Beschreibung. Aber schon der Fundort macht es unwahrscheinlich, dass dieselbe Art vorliegt. Aus SCHINZ' Diagnose ergeben sich auch einige wichtige Unterschiede, welche mir die Artverschiedenheit zu beweisen scheinen. Während bei *Schlechterianum* die äusseren Staubblätter breite, lanzettförmige Staubfäden, die inneren aber schmälere haben, sind bei *gracillimum* die inneren Staubfäden ungefähr doppelt so breit als die äusseren. Der Fruchtnoten ist bei dieser Art kugelrund und oben abgeplattet, nicht verschmälert, wie SCHINZ für seine Art angibt. Von anderen kleineren Verschiedenheiten ganz zu schweigen.

Auf den Steppen rings um den Berg Kenia ist die Art vermutlich nicht selten. An den zwei Stellen, wo sie gesammelt wurde, war sie reichlich vorhanden, aber wegen ihrer Kleinheit leicht zu übersehen. Sie wuchs auf beiden Stellen zwischen Grasbüscheln in der *Themeda*-Assoziation. Sie stand am Anfang des Jahres (Januar—Februar) in voller Blüte und trug dabei schon reife Früchte. Vom Fundort bei Coles Mill wurden Zwiebeln und Früchte mitge-

bracht, die im selben Jahre (1922) im Bergianischen Garten aufgezogen wurden. Sowohl die Zwiebeln, als auch die Samen, welche im Frühjahr gesät wurden, ergaben während des Sommers blühende Individuen. Die aus den Samen erhaltenen Exemplare (Taf. 1: 3—5) hatten mehr birnförmige Zwiebeln mit schwach ausgebildetem Zwiebelhalse. In den Blüten und Früchten glichen sie jedoch vollständig dem spontanen Material, nach welchem die oben gegebene Beschreibung angefertigt wurde.

Heurnia (Sect. *Plagiostelma* K. Schum.) **keniensis** R. E. Fr. n. sp. [Taf. 2].

Caules crassi, carnosi, decumbentes vel adscendentes, plus minus curvati, irregulariter ramosi, glabri, virides vel saepe plus minus rubescentes, 5—15 cm longi, in plantis cultis interdum valde elongati et repentes, 1—1,7 cm crassi, subteretes vel vulgo leviter 5-sulcati, angulis parum elevatis, obtusis, foliis minutis aculeiformibus 2—3 mm longis patulis munitis. Flores prope basin ramorum orti, penduli vel horisontaliter in terram decumbentes, solitarii vel in cymis sessilibus 2—3; bracteae lineari-subulatae, acutissimae, 2—3 mm longae; pedicelli teretes grabri rubescentes, circ. 1 cm longi, fructiferi ad 4 cm excrescentes. Sepala lineari-subulata, acutissima, corollam plus minus adpressa, glabra, 5—6 mm longa. Corolla campanulata, basi rotundata, 2,5—2,8 cm longa, apice 2,5—3 cm diam., extus verruculoso scabra, rubro-testacea, ad basin et in nervis pallida et insuper punctulis (verrucis) numerosis pallidis munita, intus tota saturate badio-atropurpurea, ima basi laevis vel minute papillosa, ceterum (et in tubo et in lobis) papillis conicis densissimis concoloribus vestita; lobi late et breviter deltoidei, acuti, lateribus concavis, extus nervis 5 elevatis instructi, 4—5 mm longi et 12—14 mm lati; lobuli intermedii minimi dentiformes. Corona atropurpurea, exterior tenuis, disciformis, rotunda, margine leviter crenulata, circ. 4 mm diam., corollam densissime adpressa qua re vix conspicua; coronae interioris lobi erecti, circ. 3,5 mm alti lineares obtusiusculi, medio geniculati, antheris paulo longiores. Fructus circ. 1 dm longus.

Africa tropica orientalis: Mt. Kenia occidentalis pr. Coles Mill ad basin montis, locis siccis apricis, ca. 2000 m. s. m. (17. Jan. 1922; Rob. E. et Th. C. E. Fries n. 1024). — Culta in Horto botanico Bergiano annis 1922—1926; florifera anno 1926 Aug.—Nov.

Die hier beschriebene neue Art der Gattung *Heurnia* wurde recht reichlich bei Coles Mill auf der Westseite des Berges Kenia in trockenem und sonnigem Gestrüppland an der unteren Grenze des Bergwaldes angetroffen, wo dieser in die Steppe übergeht. Sie wuchs dort in einer ausgesprochenen Xerophyten-Assoziation, die auf grösseren oder kleineren Hügeln mit gewöhnlich steilen seitlichen Abhängen vorkam, wo der Laterit teilweis nackt war. Eine ähnliche Vegetation kam auch auf den Seiten trockener Bachfurchen vor. Auf den Gipfeln solcher Hügel wuchsen vereinzelte Bäume von *Juniperus procera*, kleine Gebüsche von *Olea chrysophylla*, *Teclea unifoliata* (einer sehr charakteristischen Art), *Aloë sp.*, *Notonia sp.* und *Asparagus sp.* u. a. Auf den steilen Abhängen sah man unter and. *Plectranthus n. sp.*, *Geranium ocellatum*, *Crotalaria sp.*, und sukkulente Arten der Gattungen

Euphorbia, *Crassula*, *Mesembryanthemum* und *Notonia*. Zwischen diesen sukkulenten Arten war *Heurnia keniensis* allgemein vorhanden.

Die Art war Mitte Januar (1922) nicht blühend. Nach vielem Suchen wurde blos eine Blüte gefunden, und eine überreife Frucht wurde gleichfalls gesehen. Das mitgebrachte gepresste und in Spiritus konservierte Material erwies sich jedoch als ungenügend, um die Stellung der Art im System festzulegen, und SCHLECHTER, der die auf der Reise gesammelten Asclepiadaceen bearbeitet hat, sah sich nicht im Stande, zu entscheiden, ob eine *Heurnia*- oder eine *Caralluma*-Art vorlag (vgl. Notizbl. Bot. Gart. u. Mus. Berlin-Dahlem, Bd. IX S. 32. 1924).

Es wurden indessen einige lebende Sprosse dieser Pflanze an den Bergianischen Garten gesandt, die dort seit 1922 gezüchtet worden sind. Die Art verblieb dort einige Jahre steril, offenbar wegen der weniger zusagenden Züchtungsbedingungen, begann aber sehr bald Blüten zu treiben, nachdem sie im Frühjahr 1926 im Sukkulentenraum des neugebauten Gewächshauses des Gartens ihren Platz erhalten hatte. Etwa am 1. August öffnete sich die erste Blüte, und seitdem haben die zahlreichen, durch vegetative Vermehrung gewonnenen Exemplare fortlaufend reichlich geblüht, so dass gegen Ende November stets die eine oder andere Blüte aufgeblüht war.

Eine Prüfung des durch Zucht erhaltenen Materiales zeigte, dass die Pflanze zur Gattung *Heurnia* und ihrer Sektion *Plagiostelma* gehört. Sie gehört hier zu der Artengruppe, welche *aspera* N. E. Br., *similis* N. E. Br. und *Schneideriana* Berger umfasst, und zeigt unter diesen mit der zuerst genannten, die auch aus dem tropischen Afrika (Zanzibar-Insel) stammt, die grösste Ähnlichkeit. Im Bau der vegetativen Sprosse herrscht zwischen den Arten eine grosse Übereinstimmung (vgl. Taf. 2 und die in Bot. Mag. tab. 7000 gegebene Abbildung von *aspera*); *keniensis* scheint indessen etwas gröbere Sprosse zu haben, und ihre Zweige sind im spontanen Zustande mehr aufrecht wachsend. Die grössten Unterschiede zwischen *keniensis* und *aspera* finden wir jedoch in der Blüte. Die Krone ist doppelt so lang bei *keniensis* und mehr glockenförmig; *aspera* hat eine bedeutend offenere Krone (vgl. die Abbildungen) und ihre Zipfel tragen länger ausgezogene Spitzen. Die kleineren Zipfel, welche mit den grösseren alternieren, sind bei *keniensis* ungewöhnlich klein; am besten treten sie im Knospenstadium hervor, während sie an der entwickelten Blüte dagegen ausgeglichen und wenig ins Auge fallend sind. Ein leicht zu beobachtender Unterschied zwischen beiden Arten besteht auch darin, dass die Corona von *aspera* gelb gefärbt ist und daher als ein gelber Fleck am Boden der Blüte deutlich hervortritt, während sie bei *keniensis* ganz dieselbe dunkel rotbraune Färbung hat wie die Innenseite der Krone. Wenn man in das Innere der Blüte blickt, scheint es daher, als fänden sich dort keine Geschlechtsteile, so vollkommen verschmilzt der Farbe nach die Corona mit dem übrigen Blütenboden. Ferner kann angeführt werden, dass die äussere Corona bei *keniensis* dünner scheibenförmig, mehr der Krone angeschmiegt und am Rande nur wenig ausgebuchtet ist.

Von *H. similis* N. E. Br. (Kew Bull. 1895 S. 265) aus Angola unterscheidet sich die Kenia-Art leicht, u. a. durch die in allen ihren Teilen grösseren Blüten. Die aus dem Nyassalande beschriebene *Schneideriana* Berger (Monatsschr. f. Kakteenkunde 23 S. 177. 1913) ist wegen des Baues der Corona

systematisch isolierter; die inneren Coronazipfel haben nämlich an der Kniestelle, wo sie sich über die Anteren biegen, ein 1 mm langes, halb eirundes, wagerecht abstehendes und kräftiges Anhängsel, wodurch die Art fast der Sektion *Podostelma* nahekommt.

Heurnia keniensis ist ein ausserordentlich dankbares Zuchtobjekt in der Sukkulentenabteilung der Gewächshäuser. Sie treibt dort leicht Wurzeln. Am Boden liegende Zweige entsenden gern Wurzeln längs der Seite des Sprosses. Daher lässt die Art sich leicht vegetativ vermehren. Die Blüten entwickeln sich einzeln in der blütenarmen Infloreszenz und erregen durch ihr eigentümliches Aussehen berechtigtes Aufsehen. Sie sind geruchlos und frei von dem für viele verwandte Arten bezeichnenden Aasgeruch. An frei wachsenden Zweigen hängen sie mehr oder weniger lotrecht herab, an auf dem Boden ausgebreiteten Sprossen nehmen sie jedoch eine horizontale Lage ein, wobei der eine Rand der Blütenglocke sich auf den Boden stützt. Fruchtansatz ist bei den gezüchteten Individuen nicht vorgekommen.

Fig. 1. *Berkheya Bergiana* Söderb. — E. Hultén und E. Söderberg, photo Nov. 1926.

Die oben gegebene Beschreibung der Art ist nach den gezüchteten Exemplaren gemacht worden. Nur das Aussehen der Frucht ist nach gepresstem Material von spontan gewachsenen Individuen beschrieben worden. Das gepresste Typexemplar befindet sich im botanischen Museum zu Uppsala.

Berkheya (Sect. *Stobaea* O. Hoffm.) **Bergiana** Söderb. n. sp. (Textfig. 1—2).

Herba perennis, circ. 1,5 m alta. Caules erecti, simplices, pubescentes et glandulis minutis inferne densiusculis superne sat densis obsiti. Folia sessilia,

inferiora late oblanceolata, intermedia oblanceolata et summa magis magisque lineari-lanceolata, ad apicem versus magnitudine decrescentia, margine sat dense glandulifera, inciso-lobata, lobis spinuloso-dentatis, in spinam circ. 6 mm longam, basi leviter glandulosam productis, supra laete viridia, dense et minute glandulosa, inferiora et intermedia subtus adpresse albido-araneosa, in nervis glandulosa, superiora magis viridia conspicue glandulosa, in caulem alis latis valde spinulosis decurrentia; folia intermedia circ. 15 cm longa et circ. 6 cm lata. Inflorescentia terminalis irregulariter corymbosa, effusa, circ. 5 dm lata, pedicelli non alati. Capitula plurima, circ. 6 cm lata, ligulis exceptis 3,5—4 cm diam. Involucri squamae e basi 3 mm latae, circ. 15 mm longae, lineari-lanceolatae, margine spinosae, apice in spinam 3 mm longam productae, utrinque virides, supra glabrae subtusque glanduliferae. Receptaculum alveolatum, marginibus

Fig. 2. *Berkheya Bergiana* Söderb. — 1. Köpfchen $^{1}/_{1}$. — 2. Teil eines Köpfchens, den wabenförmigen Blütenboden zeigend. $^{2}/_{1}$. — 3. Achaene. $^{12}/_{1}$.

alveolarum trifidis, lobulo mediano ceteris duplo longiore. Flores radii neutri, multi, 28—30 mm longi, 4—5 mm lati, apice tridentati, 5-nervii, flavi, glandulosi; flores disci tubulosi, corolla circ. 8 mm longa, glandulosa. Achaenia immatura glabra, obconica; pappus paleaceus, paleis apice irregulariter rotundatis, denticulatis.

Rhodesia australis, loco haud accuratius indicato (e seminibus in horto botanico Bergiano cultis). — Specimina typica in herbario horti Bergiani et in museo Holmiensi.

Der Bergianische Garten erhielt im Jahre 1920 vom Missionsfeld der Schwedischen Staatskirche in Rhodesia eine Sammlung spontaner Pflanzensamen. Leider fanden sich dabei keine näheren Notizen über die Fundorte und deren Beschaffenheit. Unter den Arten, die aus diesen Samen im Bergianischen Garten gezogen wurden und da geblüht haben, wurden ausser der oben be-

schriebenen *Berkheya Bergiana* die prachtvolle *Crotalaria capensis* Jacq., *Cassia laevigata* Willd. u. a. festgestellt.

Die Art *Berkheya Bergiana* wird im Winter im Gewächshause gehalten und jeden Sommer in offenes Gelände versetzt. Ihre Blütezeit fällt in die Monate September bis Dezember, und sie hat nun während 4 Jahren regelmässig geblüht. Sie gehört zu den hochwüchsigsten Arten der Gattung und ist vermutlich diejenige, welche die grösste Anzahl Köpfchen besitzt. Da diese ferner verhältnismässig gross und leuchtend sind, hat die Pflanze ein markantes Aussehen und ist gewiss wert gezüchtet zu werden. Leider aber scheint die Art selbststeril zu sein.

Ihre nächsten Verwandten sind *Berkheya discolor* (DC.) O. Hoffm. et Muschler und *B. microcephala* (DC.). Von *B. microcephala*, deren Hüllblätter übrigens an der Oberseite drüsig sind, ist sie leicht zu unterscheiden durch grössere Köpfchen und reichblütigere Inflorescenzen. *B. discolor* hat reichlichere und längere Stacheln an den Hüllblättern. Ihren Namen hat die Art nach dem Hortus Botanicus Bergianus und zur Erinnerung an Professor J. P. BERGIUS, den Gründer dieses Gartens, erhalten.

Dank dem Entgegenkommen der Vorstände der botanischen Museen in Berlin-Dahlem und Kew habe ich leihweise Originalexemplare und Cotypen nahestehender und kritischer Arten erhalten und erlaube mir, an dieser Stelle jenen Herren meinen herzlichen Dank auszusprechen. Dem Intendanten der botanischen Abteilung des Naturhistorischen Reichsmuseums, Herrn Professor Dr. G. SAMUELSSON, erlaube ich mir ebenfalls meinen aufrichtigen Dank dafür zu sagen, dass ich die Möglichkeit hatte, das dort aufbewahrte Material von *Berkheya* zu durchmustern.

Tafelerklärung.

Tafel 1.

Ornithogalum gracillimum R. E. Fr.

Fig. 1. Blühende, spontane Pflanze (n. 950).
» 2. » und fruchttragende, spontane Pflanze (n. 1561).
» 3—5. Im Bergianischen Garten aufgezogene Exemplare.
» 6. Äusseres Hüllblatt.
» 7. Inneres »
» 8. Äusseres Staubblatt.
» 9. Inneres »
» 10. Pistill.
» 11. Frucht.
» 12. Reife, geöffnete Frucht, von oben gesehen.
» 13—17. Samen.
(1—5 = Natürl. Grösse; 6—12 = $^{6}/_{1}$; 13—17 = $^{8}/_{1}$).

Tafel 2.

Heurnia keniensis R. E. Fr.

Fig. 1. Blühende Pflanze. $^{1}/_{1}$.
» 2. Blüte, längsgeschnitten. $^{1}/_{1}$.
» 3. Basalteil der Blüte, längsgeschnitten. $^{5}/_{1}$.
» 4. Umkreis der äusseren Corona. $^{5}/_{1}$.

S. Ekblom del.

Ornithogalum gracillimum R. E. Fr.

S. Ekblom pinx. G. Tholander lith., Stockholm.

HEURNIA KENIENSIS R.E.Fr

4. Über die Chromosomenzahlen einiger Nymphaeaceen.

Von

O. LANGLET und E. SÖDERBERG.

Mit 5 Figuren im Text.

Die vorliegende Mitteilung enthält die Ergebnisse unserer zytologischen Untersuchungen bei einigen Nymphaeaceen. Die Familie *Nymphaeaceae* ist bisher nicht Gegenstand von eingehenderen zytologischen Untersuchungen gewesen, trotz des Interesses, auf das sie von Seiten der Zytologen Anspruch erheben könnte. Der Umstand, dass die Kotyledonen einen Ringwall bilden, der sich erst später gabelt, veranlasst COOK (1902) und LYON (1901) die Nymphaeaceen als Monokotyledonen zu betrachten. Manche Systematiker suchen hier oder in den benachbarten Familien der Reihe *Polycarpicae* sogar den Ausgangspunkt sämtlicher Angiospermen. Wie dem auch sei, so scheinen uns die Nymphaeaceen ein besonderes Interesse zu bieten schon durch ihr hohes phylogenetisches Alter, ihre weite Verbreitung und ihre relativ geringen und artenarmen Gattungen, die untereinander grosse Verschiedenheiten aufweisen, obwohl sie alle an gleichartige Standorte gebunden sind.

Zu den Untersuchungen der meisten im Folgenden behandelten Arten haben wir das Material vom Victoriahaus des Bergianischen Gartens erhalten. Wir erlauben uns an dieser Stelle an Herrn Professor Bergianus Dr. ROB. E. FRIES unseren herzlichen Dank auszudrücken, sowohl für dieses Material als auch für sein grosses Entgegenkommen, für diese Mitteilung in Acta Horti Bergiani Platz zu bereiten. Eine kleinere Anzahl von Fixierungen sind in den botanischen Gärten von Berlin-Dahlem (4 Arten), Kopenhagen (2 Arten) und Dresden (1 Art) ausgeführt worden. Wir wollen hier unsere grosse Dankbarkeit aussprechen nicht nur für die Erlaubnis diese Fixierungen ausführen zu dürfen, sondern auch für die Hilfe und Freundlichkeit, die uns beim Einsammeln des Materiales überall zuteil wurde. Spontanes Material haben wir von einer Art, *Nymphaea candida*, geholt. Gegenüber Herrn Professor Dr. OTTO ROSENBERG möchten wir unserer grossen Dankbarkeit Ausdruck geben für das Interesse, womit er unserer Arbeit im Botanischen Institut in Stockholm gefolgt ist, sowie für seine Freundlichkeit uns seine Präparate von *Nuphar luteum* zur Verfügung zu stellen. Herrn Privatdocent Dr. KARL AFZELIUS sind wir auch zu Dank verpflichtet für das Material einer noch nicht beschriebenen *Nymphaea*-Art von Madagaskar, das er uns überlassen hat. Für die unschätzbare Hilfe, die wir bei der Pflege und

während der Fixierung unseres Materiales im Bergianischen Garten erhielten, stehen wir in grosser Dankesschuld gegenüber Herrn Obergärtner O. PETERSON.

Das von uns eingesammelte Material wurde in Chromsäure-Formalin-Essigsäure nach KARPESCHENKO fixiert und mit HEIDENHAIN's Eisenhämatoxylin gefärbt. Die Zeichnungen wurden mit Hilfe eines ABBE'schen Zeichenapparates von ZEISS ausgeführt.

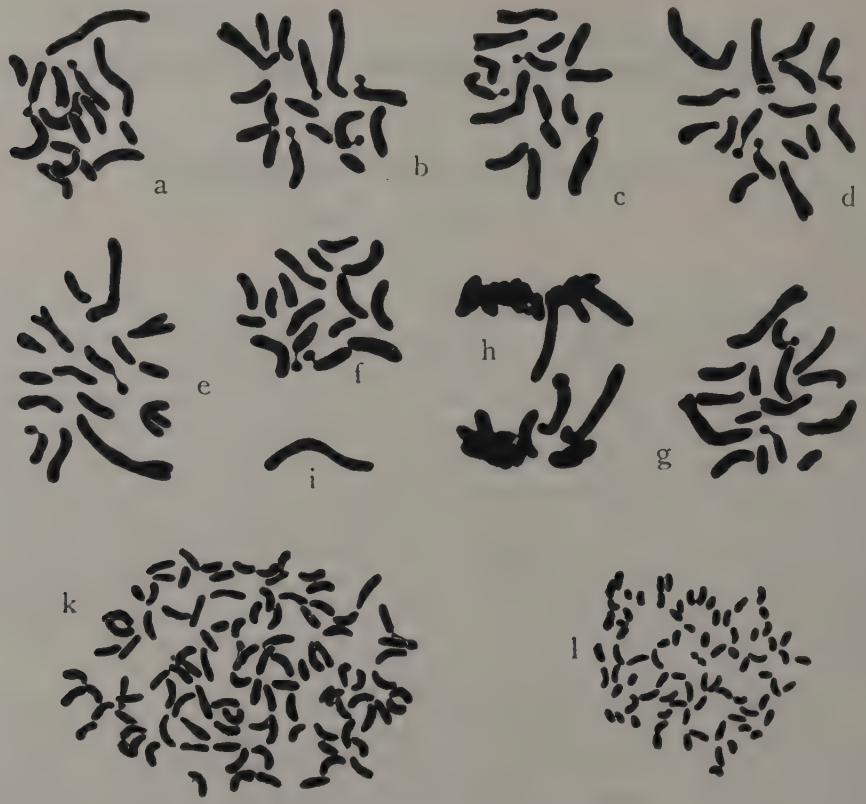


Fig. 1. Somatische Metaphasen.

a—c *Nelumbo lutea*, 2 n = 16;
d—i *N. nucifera*, 2 n = 16;
k *Cabomba caroliniana*, 2 n = 104;
l *Brasenia purpurea*, 2 n × 80.
Vergr. 3,500 × 1.

Nelumbo.

Nelumbo lutea ist früher von FARR (1922) untersucht worden. Er fand ca. 8 haploide Chromosomen bei Reduktionsteilungen in P. M. C. Wir haben die Chromosomen in den somatischen Metaphasen gezählt und dabei die Zahl 16 gefunden; die haploide Chromosomenzahl ist demnach 8. *Nelumbo nucifera* hat nicht nur dieselbe Chromosomenzahl wie die vorige Art, sondern scheinbar auch die identisch gleiche Chromosomengarnitur. Die beiden *Nelumbo*-Arten

unterscheiden sich von sämtlichen übrigen bisher, untersuchten Nymphaeazeen durch die recht ausgeprägte Individualität der Chromosomen untereinander (Fig. 1). In somatischen Metaphasenplatten unterscheidet man leicht ein Paar Chromosomen von bedeutend grösserer Länge als irgendeines der übrigen Paare. Auch unter diesen machen sich gewisse Grössenunterschiede geltend; so sind zwei Paare merkbar kürzer als die übrigen, und von den fünf Paaren mittlerer Länge zeichnet sich eines durch deutliche Satelliten aus. Möglicherweise würden Messungen der Chromosomenlängen zu Tage bringen, dass eine noch mehr markierte Individualität der Chromosomen vorhanden ist. Wir haben keine Gelegenheit gehabt solche Messungen auszuführen; auch haben wir die Einschnürungen nicht genauer studiert. Aus Fig. 1 d ist deutlich zu ersehen, dass solche vorkommen. In den auf Fig. 1 b abgebildeten Metaphasen treten die Einschnürungen aus irgend einem Anlass so ausgeprägt in Erscheinung, dass man fast zwei Chromosomenpaare mit Satelliten zu sehen glaubt. Es ist aber nur das untere Paar stets mit deutlichen Satelliten versehen. Obwohl wir die Chromosomengarnitur beider Arten als identisch beschrieben haben, wollen wir doch darauf aufmerksam machen, dass es möglicherweise eine Verschiedenheit gibt. Das satellittragende Chromosomenpaar scheint bei *N. lutea* (Fig 1 a—c) etwas länger zu sein als bei *N. nucifera* (Fig. 1 d—g). Inwieweit dieser Unterschied, der ja ziemlich deutlich aus der Figur hervorgeht, auch in Wirklichkeit existiert, sind wir nicht imstande mit Bestimmtheit zu entscheiden.

Cabomba.

Cabomba caroliniana ist früher von NITZSCHKE (1914) untersucht worden, der in einer Fussnote angibt »Diploide Chromosomenzahl 24; haploide Chromosomenzahl 12». Sein Material ist in Halle fixiert. Das von uns untersuchte Material ist von der Firma HAAGE und SCHMIDT in Erfurt dem Bergianischen Garten unter dem Namen *C. caroliniana* geliefert worden. Da es noch keine Blüten entwickelt hat, sind wir nicht in der Lage zu entscheiden, ob möglicherweise eine Verwechslung mit einer anderen Art z. B. *C. aquatica* vorliege. NITZSCHKE untersuchte auch diese Art, jedoch ohne Angabe ihrer Chromosomenzahl.

Bei *Cabomba* tritt uns ein Chromosomentypus von ganz anderer Art als der von *Nelumbo* entgegen. Auffallende Grössenunterschiede zwischen den Chromosomen sind hier nicht zu sehen; die grösste Längendifferenz, die vorkommt, ist 1 : 2. Die Chromosomen haben auch im allgemeinen dieselbe Form, oft schwach gebogen und gegen die Enden zu sich etwas verschmälernd. Diese Ähnlichkeit an Form und Grösse unter den Chromosomen ist typisch auch für die folgenden Gattungen und ist von grossem Vorteil beim Feststellen der Chromosomenzahlen, da die Chromosomen oft dazu neigen sich in Ketten oder Haufen dicht zusammenzulegen. Ein exaktes Bestimmen der Chromosomenzahl ist infolge dieser Tendenz in einigen Fällen fast unmöglich. Bei *Cabomba caroliniana* wäre es uns kaum möglich gewesen die Chromosomenzahl anzugeben, wenn wir nicht eine somatische Metaphase angetroffen hätten, wo die Chromosomen über eine Fläche verstreut lagen, die einhalbmal grösser war als dies

für die somatischen Metaphasen typisch ist. Es gelang uns da $2n = 104$ zu zählen. Fig. 1 k soll eine Vorstellung von der ungefähren Grösse der Chromosomen und deren Lage zueinander geben. Obwohl sie mit einem ABBE'schen Zeichenapparat gezeichnet ist, kann sie kaum einen Beleg für die Richtigkeit der Chromosomenzahl geben, da ja die Deutung von Einzelheiten immer in gewissem Mass subjektiv wird. Eine andere, weniger deutliche Metaphasenplatte wies die somatische Zahl 102—104 auf. Es herrscht kein Zweifel über die Grössenordnung der Chromosomenzahl bei der von uns untersuchten Art; dagegen erscheint es sehr zweifelhaft, ob wir wirklich dieselbe Art wie NITZSCHKE untersucht haben. Wir sehen uns also gegenwärtig veranlasst, als haploide Chromosomenzahl für *Cabomba caroliniana*(?) $n = 52$(?) anzugeben.

Brasenia.

Zur Untersuchung von *Brasenia purpurea* ist das Material im Botanischen Garten von Berlin-Dahlem fixiert worden. *Brasenia* hat, wie aus Fig. 1 hervorgeht, die kleinsten Chromosomen von sämtlichen untersuchten Nymphaeazeenarten. Die Angabe der somatischen Chromosomenzahl $2n = 80$ geschieht daher mit einer gewissen Vorbehaltsamkeit. Die abgebildete Metaphase lässt jedoch kaum an der Richtigkeit dieser Zahl zweifeln; allerdings schienen einige weniger deutliche Metaphasen mit teilweise gehäuften Chromosomen ein oder zwei Chromosomen weniger zu haben. Infolge der beiweiten grösseren Deutlichkeit bei der abgebildeten Chromosomenplatte glauben wir doch die haploide Chromosomenzahl von *Brasenia purpurea* für $n = 40$(?) ansetzen zu können.

In diesem Fall ebenso wie bei *Cabomba caroliniana* haben wir es für notwendig gehalten (?) hinzuzufügen, weil die haploide Chromosomenzahl aus einer einzigen somatischen Platte berechnet werden musste, ohne Möglichkeit zu einer Kontrolle ausser in Bezug auf die Grössenordnung der Zahl. Es besteht ja immer die Möglichkeit, dass eine Fehlzählung bei diesem oder jenem Chromosom untergelaufen ist oder dass gerade in der gezählten Metaphase ein oder das andere Chromosom zufolge von »nondisjunktion» dazugekommen oder verschwunden ist. Diese letztere Fehlerquelle haftet auch theoretisch allen den Chromosomenzahlen an, die durch Material von einem einzigen Individuum erhalten wurden.

Nuphar.

Nuphar luteum ist früher von LUBIMENKO und MAIGE (1907) untersucht worden, welche während mehrerer Phasen der Reduktionsteilung in P. M. C. die haploide Chromosomenzahl $n = 17$ feststellen konnten.

Sie versuchten auch die somatische Chromosomenzahl zu ermitteln: »Il etait interressant de compter le nombre des chromosomes des cellules végétatives; il est malheureusement difficile de déterminer ce nombre d'une manière exacte; en effet, au stade de la métaphase le plus favorable pour cette évaluation, les chromosomes se montrent, sur les coupes transversales de la plaque

équatoriale, très serres et souvent réunis bout-à-bout en chaîne comprenant deux ou plusieurs chromosomes.

Le nombre que nous avous trouvé ont varié la plupart du temps entre 18 et 24; comme on la voit ces nombres sont nettement inférieurs ou nombres double (34) des chromosomes des cellules-mères polliniques».

Die zu geringe Chromosomenzahl, die LUBIMENKO und MAIGE bei ihren Zählungen von den somatischen Metaphasenplatten erhielten, findet mit Sicherheit ihre Erklärung gerade in der schon oben erwähnten Tendenz der Chromosomen Ketten zu bilden. Diese Tendenz macht sich immer mehr bemerkbar je höher die Chromosomenzahl steigt und die Chromosomengrösse sinkt; wir wollen jedoch nicht behaupten, dass diese beiden Erscheinungen immer Hand in Hand gehen. Kettenbildung kommt in bedeutend stärkerem Grad bei *Cabomba* als bei *Nuphar* vor. Von kurzen abgerundeten Chromosomen werden leichter Ketten gebildet als von längeren schmäleren.

In einer Note fügen LUBIMENKO und MAIGE zu oben zitierten Zeilen hinzu: »Dans certaines cellules, cependant, on observe un nombre de chromosomes double ou voisin du double de celui des cellules reproductrices. Nous n'avons pas recherché à quelle cause il fallait attribuer ces différences entre les cellules d'un même parenchyme et nous laissons aux recherches ultérieures de soin de resoudre cette question.»

ROSENBERG (1909) rechnete in somatischen Geweben 34 Prochromosomen. Wir haben dank Professor ROSENBERG's Entgegenkommen Gelegenheit gehabt seine Präparate von *Nuphar luteum* zu studieren, von welchen wir unsere Fig. 2 d geholt haben. Wir haben weder bei den Präparaten von *N. luteum* noch bei irgend einer anderen *Nuphar*-Art oder überhaupt Nymphaeacee eine Andeutung von Variationen der Chromosomenzahl in somatischen Geweben gefunden. Wir glauben daher mit Sicherheit an der Erklärung festhalten zu können, die wir oben für die zu geringe Chromosomenzahlen gegeben haben. In älteren parenchymatischen Geweben liegen die Chromosomen nicht selten weniger dicht gepackt als im Meristem; wahrscheinlich haben LUBIMENKO und MAIGE auch derartige Teilungsfiguren angetroffen, wo die somatische Chromosomenzahl sich relativ leicht feststellen lässt.

Nuphar japonicum hat dieselbe Chromosomenzahl wie die vorhergehende Art (Fig. 2 b). Sämtliche untersuchten *Nuphar*-Arten zeichnen sich durch stärkere Grössenunterschiede zwischen den verschiedenen Chromosomen aus als dies bei den übrigen Nymphaeaceen mit Ausnahme der *Nelumbo*-Arten der Fall ist. Ein derartiger Grössenunterschied kann jedoch auf den Figuren leicht grösser erscheinen als er in Wirklichkeit ist. Deutlich geht dies aus einem Vergleich zwischen den beiden Satellitenchromosomen in Fig. 2 b hervor und den in ihrer vollen Länge sichtbaren Satellitenchromosomen in Fig. 2 c, die von einer benachbarten Metaphasenplatte abgebildet wurden.

Ein Chromosomenpaar bei *N. japonicum* zeichnet sich durch relativ grosse Satelliten aus. Der Unterschied, der übrigens bei Betrachtung von Fig. 2 d und 2 b zwischen den Chromosomengarnituren von *N. luteum* und *N. japonicum* zutage tritt, dürfte teilweise auf verschiedener Fixierung beruhen, teilweise darauf, dass die Teilungsfiguren von verschiedenen Teilen der Pflanze, von der Blattanlage beziehungsweise Wurzelspitze dargestellt sind. Es variiert

indessen auch in ganz nahe benachbarten Zellen die Grösse und Form der Chromosomen innerhalb recht weiter Grenzen. Inwieweit dies nur darauf beruht, dass die benachbarten Metaphasen sich tatsächlich in verschiedenen Entwicklungsstadien befinden, wollen wir vorläufig dahingestellt sein lassen.

N. advena, N. microphyllum und *N. pumilum* haben auch dieselbe Chromosomenzahl 2 n = 34. Das Material ist in den botanischen Gärten von Berlin-Dahlem (*N. advena*) und Kopenhagen fixiert worden. Keine dieser drei Arten haben regelmässig Satelliten. In einigen wenigen Metaphasen von *N. pumilum*

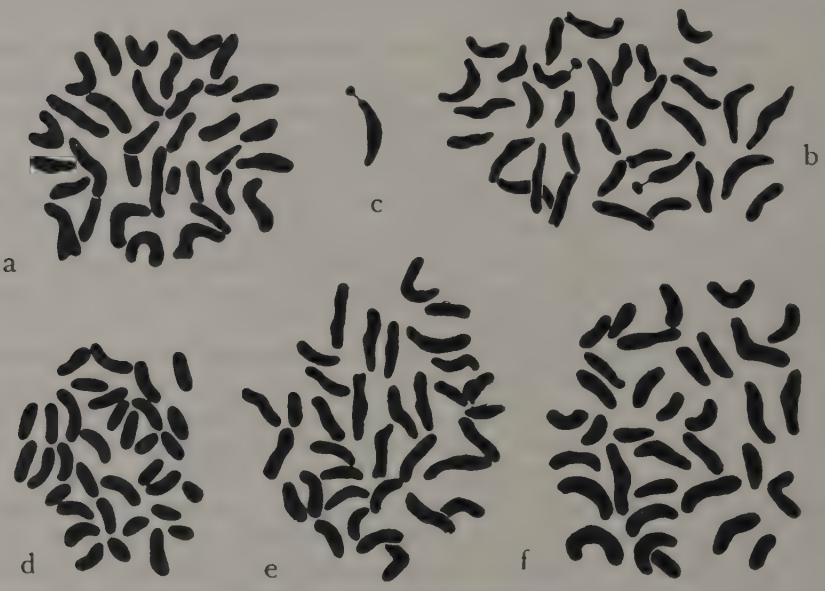


Fig. 2. Somatische Metaphasen.

a *Nuphar advena*, 2 n = 34;
b *N. japonicum*, 2 n = 34;
c *N. japonicum*, Satellitenchromosom;
d *N. luteum*, 2 n = 34;
e *N. microphyllum*, 2 n = 34;
f *N. pumilum*, 2 n = 34.
Vergr. 3,500 × 1.

ist ein einziger Satellit angetroffen worden. Gewöhnlich kann man annehmen, dass ein fehlender Satellit durch ein Chromosom verdeckt wird; dies dürfte jedoch hier nicht der Fall sein. Die relative Grösse der Chromosomen bei den verschiedenen Arten ist in Fig. 2 a, e, f ersichtlich. Vor allem fällt einem auf, dass die Chromosomen bei sämtlichen Arten von fast gleicher Grösse sind. Eine Übereinstimmung zwischen Chromosomenzahl und Chromosomengrösse einerseits und der Grösse der Pflanzen und Blüten andererseits existiert augenscheinlich nicht.

Alle die fünf untersuchten *Nuphar*-Arten haben demnach 2 n = 34 und also die haploide Chromosomenzahl n = 17.

Nymphaea.

Die Chromosomenzahlen bei den von uns untersuchten *Nymphaea*-Arten ordnen sich insgesamt in einer euploiden Serie an, deren monoploide (LANGLET 1927) Zahl p = 14 ist.

Diploide 2 n = 28 und n = 14 sind die zur Untergattung *Brachyceras* gehörenden Arten:

N. capensis var. *zanzibariensis*, Fig. 3 a.

N. stellata, Fig. 3 b.

N. spec. Madagascar.

N. capensis, die mit der Varietät fertile Hybriden bildet, ist mit Sicherheit auch eine diploide Art.

Tetraploide, 2 n = 56 und n = 28 sind teils die zur Untergattung *Lotos* gehörenden Arten:

N. lotus, Fig. 3 c.

N. rubra, Fig. 3 d.

teils die die Sektion *Xanthantha* der Untergattung *Castalia* bildende Art:

N. mexicana, Fig. 3 f.

Die Hybride zwischen den Arten *N. lotus* und *N. rubra* kommt unter anderem mit dem Namen *N. Hofgärtner Graebner* vor, unter welcher Benennung wir sie erhalten haben. In Übereinstimmung mit den Eltern hat diese die somatische Chromosomenzahl 56 (Fig. 3 e) und laut mehrerer Angaben (CONARD 1905) einen im Vergleich zu *N. lotus* und *N. rubra* intermediären Fertilitätsgrad. Das Verhältnis zwischen den Grössen der Chromosomen bei den beiden erwähnten Arten und ihrer Hybride ist in Fig. 3 ersichtlich. *N. lotus* hat durchwegs grössere Chromosomen als *N. rubra* und beide haben grössere Chromosomen als die Hybride zwischen ihnen. Dieses eigentümliche Verhalten kann möglicherweise darauf beruhen, dass die Grösse der Chromosomen in einem gewissen Zusammenhang steht mit der Grösse der Wurzelspitze, von der sie herstammen. Da der Unterschied jedoch konstant zu sein scheint, ist es wahrscheinlicher, dass wir es hier mit einem Phänomen ähnlicher Art zu tun haben, wie es LESLEY und FROST (1927) bei *Matthiola* beschrieben haben.

N. mexicana, von der das Material bei der Firma HAAGE und SCHMIDT in Erfurt fixiert worden ist, hat zwar dieselbe Chromosomenzahl wie die beiden zur Untergattung *Lotus* gehörenden Arten aber die Chromosomen stimmen dagegen im Bezug auf Grösse vollkommen mit den beiden Sektionen *Chamaenymphaea* und *Eucastalia* überein, mit welchen die Sektion *Xanthantha* die Untergattung *Castalia* bildet. Wir finden demnach in diesem Falle die Grösse der Chromosomen mehr als deren Anzahl als eine Eigenschaft von systematischer Bedeutung.

Hexaploide, 2 n = 84 und n = 42 sind die zur Sektion *Eucastalia* gehörenden:

(*N. alba*?)

N. odorata, Fig. 3 g.

Die Chromosomengarnitur bei *N. odorata*, deren Material in Berlin fixiert wurde, erinnert in Bezug auf Grösse an *N. mexicana*, doch sind die Chromosomen durchgehend etwas grösser. *N. odorata* bildet eine Hybride mit der

nahestehenden *N. tuberosa*. Die Hybride ist zwar nicht selbstfertil (CONARD 1905) kann aber doch mit anderen Arten gekreuzt werden. *N. tuberosa* dürfte demnach auch als eine 6 p-Art betrachtet werden.

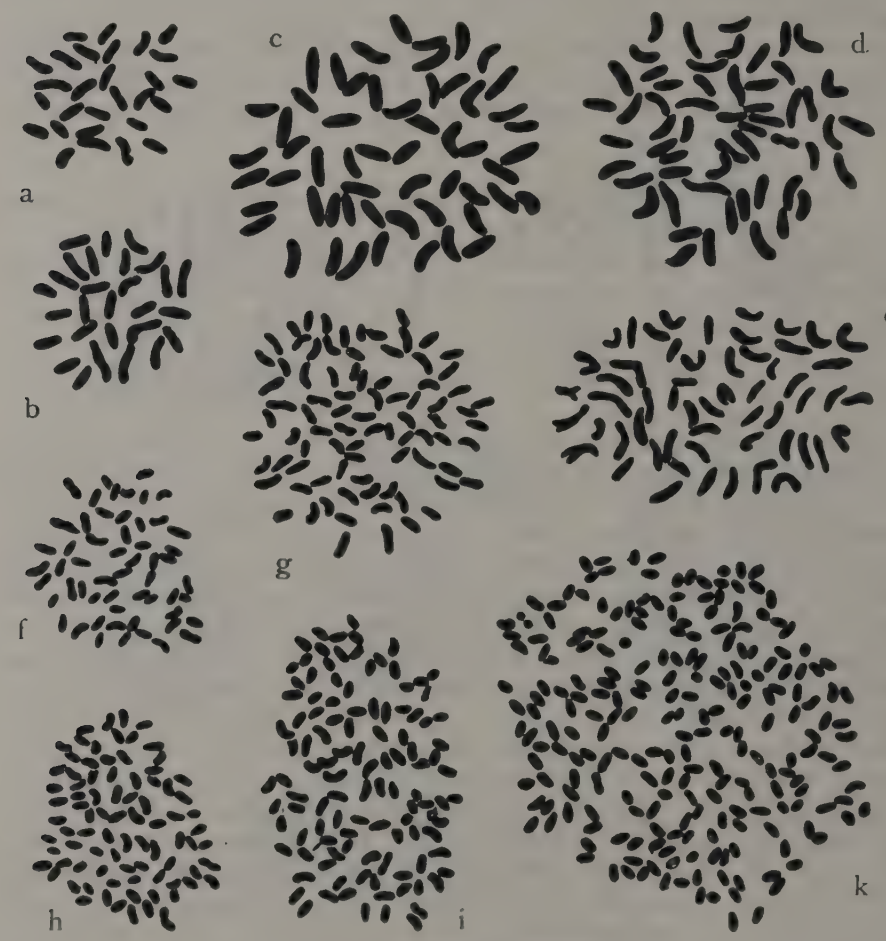


Fig. 3. Somatische Metaphasen.
a *Nymphaea capensis* v. *zanzibariensis*, 2 n = 28;
b *N. stellata*, 2 n = 28;
c *N. lotus*, 2 n = 56;
d *N. rubra*, 2 n = 56;
e *N. Hofgärtner Graebner*, 2 n = 56;
f *N. mexicana*, 2 n = 56;
g *N. odorata*, 2 n = 84;
h *N. tetragona helvola*, 2 n = 84;
i *N. tetragona*, 2 n = 112;
k *N. gigantea*, 2 n = 224.
Vergr. 3,500 × 1.

Obwohl wir nicht Gelegenheit gehabt haben ein Exemplar von *Nymphaea alba* zu untersuchen, wollen wir hier doch die Gründe anführen, die für die Möglichkeit sprechen könnten, dass sie hexaploid sei. GUIGNARD (1898) hat

für die haploide Chromosomenzahl 32 angegeben, STRASBURGER (1900) für dieselbe Zahl 48. TISCHLER (1927 und früher) weist freilich darauf hin, dass hier möglicherweise verschiedene Rassen vorliegen können. Wir sehen jedoch keinen Anlass zur Annahme, dass *N. alba* eine Chromosomenzahl habe, die nicht ein Vielfaches von 14 wäre. Es ist fast ausgeschlossen, dass hier eine 4 p-Art mit $n = 28$ vorliegt; der Unterschied zwischen dieser Zahl und den beiden oben angeführten erscheint uns in diesem Fall unerklärlich. Da halten wir es für wahrscheinlicher, dass *N. alba* eine 8 p-Art ist, eine Möglichkeit, zu der wir uns gar nicht fremd stellen. LUBIMENKO und MAIGE (1907) haben auch die Reduktionsteilung bei *N. alba* untersucht und äussern sich über das Aussehen der Chromosomen in der Metaphase der ersten Teilung: »Il est difficile, même à ce stade, d'aprécier le nombre des chromosomes chez cette espèce, à cause de leur petitesse, et de leur disposition très serrée». Sie haben indess eine Figur (Pl. 5 Fig. 17) von der Teilung im Pollenkorn, die eine Haploidzahl von ca. 42 zeigt. Die Verfasser selbst sagen jedoch von dieser Figur: »A cause de leur petitesse il est impossible de précicer, chez le *Nymphaea alba*, leur mode de division et leur nombre».

Octoploid. $2n = 112$ und $n = 56$ sind teils die zur Sektion *Eucastalia* gehörende Art:

N. candida

teils die zur Sektion *Chamaenymphaea* gehörende:

C. tetragona, Fig. 3 i.

Obwohl es uns leider nicht geglückt ist, die Chromosomenzahl bei *N. candida* vollkommen festzustellen, da uns von dieser Art nur ungünstiges Material, kleine Knospen, zur Verfügung stand, wagen wir doch mit Bestimmtheit diese Art zu den oktoploiden zu zählen, da wir sowohl in einer relativ guten somatischen Metaphase von normaler Grösse ca. 112—116 Chromosomen zählen konnten, als auch bei einer Teilung in E. M. C. ca. 56 haploide Chromosomen fanden. Die Beschreibung, die LUBIMENKO und MAIGE (1907) von den Chromosomen bei *N. alba* gegeben haben, passt auch gut für *N. candida*, da die Chromosomen an Grösse am ehesten an Fig. 3 f (*N. mexicana*) erinnern und dicht zusammengepackt liegen.

N. alba gehört aber möglicherweise zu den oktoploiden Arten. Für diese Annahme spricht vor allem der Umstand, dass innerhalb jeder einzelnen der Untergattungen von denen Vertreter untersucht worden sind bisher nur ein und dieselbe Chromosomenzahl angetroffen wurde. Obwohl die Anzahl der untersuchten Arten gering ist, nicht ein Drittel der von CONARD (1905) aufgenommenen, ist dies doch ein Umstand dem nicht ganz systematische Bedeutung abgesprochen werden kann.

N. tetragona hat Chromosomen vom selben Typus wie die nächstvorhergehend beschriebenen. Das Material zu den Untersuchungen wurde in Kopenhagen fixiert. Aus Dresden erhielten wir das Material von *N. tetragona helvola* die eine Hybride von *N. mexicana* × *tetragona* ist. Diese Hybride zeigte wie ja zu erwarten war 85 gleichgrosse, somatische Chromosomen (Fig. 3 h).

Hexadecaploid (16 p.), $2n = 224$ und $n = 112$ ist die die Untergattung *Anecphya* ausmachende Art:

N. gigantea, Fig. 3 k.

Bei Versuchen die exakte Chromosomenzahl in einer somatischen Metaphase dieser Grössenordnung festzustellen stösst man natürlich auf dieselben Schwierigkeiten wie beim Zählen von Platten mit geringerer Chromosomenzahl nur in vervielfachtem Ausmass. Sind noch dazu die Chromosomen kurz, so wird die Tendenz zu Kettenbildung in hohem Grad vermehrt, und in diesem Fall ist es vielleicht eine Metaphasenplatte von hundert oder mehr, auf der man versuchen kann die Chromosomenzahl zu bestimmen. Fig. 3 k soll in Übereinstimmung mit dem oben von den Figuren von *Cabomba* und *Brasenia* gesagten, eine Vorstellung von der Grösse und gegenseitigen Lage der Chromosomen geben; sie macht demnach keinen Anspruch darauf eine naturgetreue Abbildung zu sein. Die Chromosomen haben in Wirklichkeit einen recht diffusen Umkreis und sind an vielen Stellen schwer von einander abzugrenzen. Die zahlreichen ganz isolierten Chromosomen zeigen indessen, dass diese Art keine Ausnahme bildet von der allgemeinen Regel, dass die Chromosomen der Nymphaeaceen auffallend gleich gross und gleich geformt sind. Dies erleichtert in nicht geringem Grad die Beurteilung der zweifelhaften Stellen, die natürlich an mehreren Punkten in einer Chromosomenfigur von derartiger Grösse vorkommen müssen. Wir stehen jedoch nicht an in diesem Falle für die haploide Chromosomenzahl von *N. gigantea* $n = 112(?)$ anzugeben, da wir in der abgebildeten Metaphase $2n = 224$ gefunden zu haben glauben. Eine Stütze für dieses Verfahren sehen wir in dem Umstand, dass kleinere Abweichungen in Bezug auf die Chromosomenzahl von einer euploiden Serie bei den höheren Vielfachen selten wahrgenommen wird. Da auch ein paar andere Metaphasen ungefähr dieselbe Anzahl Chromosomen aufwiesen, braucht man nicht mit der Möglichkeit zu rechnen, dass die untersuchte Platte aus einer disomatischen Zelle (LANGLET 1927) stammte. Es sind auch keine polysomatischen Zellen bei irgendwelchen anderen Arten dieser Familie wahrgenommen worden, wohl dagegen in der nahestehenden Familie *Ranunculaceae* (LANGLET loc. cit.). Die disomatischen ($= 4n$) Zellen traten dort nur in Wurzelspitzen innerhalb bestimmter Sektoren auf. Das Vorkommen von derartigen Sektoren in anderen Teilen der Pflanze lässt sich auch denken und würde in der Blütenregion zur Folge haben können, dass sich Sexualzellen mit der somatischen Chromosomenzahl bilden und eventuell eine konstante Form mit der doppelten Chromosomenzahl entsteht. Unser Untersuchungsmaterial wurde in diesem Falle von Wurzelspitzen eines einzigen jungen Individuums ausgemacht und schon dadurch haftet ja, wie schon oben betont der Zahl wenigstens teoretisch eine gewisse Unsicherheit an.

Die bei *Nymphaea* gefundenen haploiden Chromosomenzahlen sind also $n = 14, 28, 42, 56$ und 112.

Victoria.

Die *Victoria*-Arten nehmen innerhalb der Familie eine Sonderstellung ein zufolge der Grösse, die die Chromosomen im scharfen Gegensatz zu den früher beschriebenen Arten auszeichnet.

Victoria regia hat die somatische Chromosomenzahl $2n = 20$ und also die haploide $n = 10$. Grösse und Form der Chromosomen ist auf Fig. 4 a ersichtlich.

Victoria regia × *cruziana*, die von der Firma HAAGE und SCHMIDT unter dem Namen *V. imperialis hybrida* auf den Markt gebracht wird, hat die somatische Chromosomenzahl 2 n = 22, was demnach, falls eine normale Reduktionsteilung stattfindet, die haploide Zahl n = 11 ergeben würde.

Victoria pseudocruziana nennen wir vorläufig eine Form, welche im Victoriahaus des Bergianischen Gartens unter dem Namen *V. cruziana* fixiert worden ist. Eine Untersuchung ihrer Chromosomengarnitur hat nämlich die somatische Chromosomenzahl 2 n = 23 ergeben. Diese Form dürfte am einfachsten erklärt werden als ein Wiederkreuzungsprodukt von der Hybride *V. regia* × *cruziana*

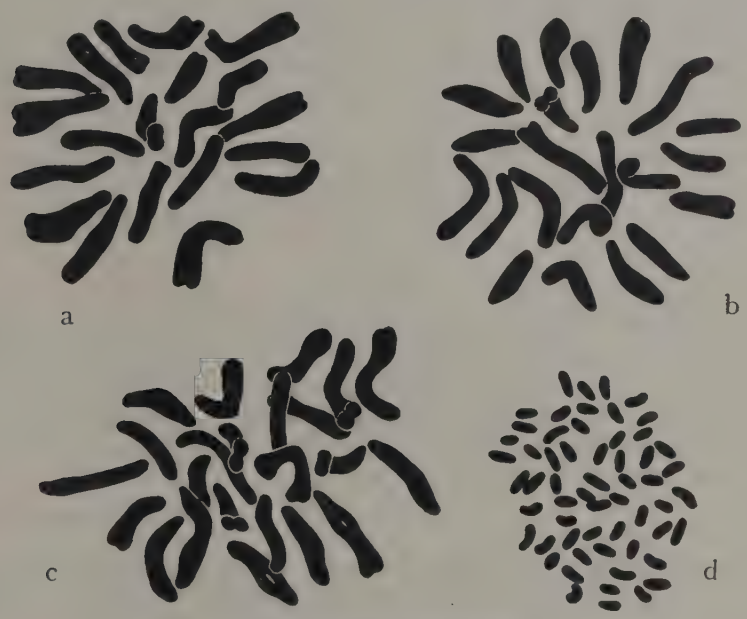


Fig. 4. Somatische Metaphasen.
a *Victoria regia*, 2 n = 20;
b *V. imperialis hybrida*, 2 n = 22;
c *V. pseudocruziana*, 2 n = 23;
d *Euryale ferox*, 2 n = 58.
Vergr. 3,500 × 1.

mit *V. cruziana*. Diese letztere Art haben wir leider keine Gelegenheit gehabt zu untersuchen. Es ist Zweifel unterworfen ob sie überhaupt in Europa existiert. *V. cruziana* D'ORB. f. *mattogrossensis* MALME ist zwar von MALME hierhergebracht und hier gezüchtet worden. Die *Victoria*-Arten werden jedoch als einjährige Pflanzen im selben Bassin gezüchtet, was natürlich Hybridenbildung in hohem Grad erleichtern muss, insbesondere da jedes Individuum selten mehrere befruchtungsfähige Blüten gleichzeitig trägt. Obzwar sie, wie die Erfahrung im Bergianischen Garten in Übereinstimmung mit den Angaben der Literatur lehrt, wenigstens nicht immer selbststeril sind, so ist doch sicher im Laufe der Jahre Hybridisierung vorgekommen.

Victoria cruziana dürfte wie aus der oben angeführten Chromosomenzahl hervorgeht, 2 n = 24 beziehungsweise n = 12 haben. Die Reduktionsteilung bei *V. imperialis hybrida* muss wenigstens in etlichen Fällen ohne Störungen vorsichgehen. Wir sind nicht imstande anzugeben, ob sie selbstfertil ist oder nicht. Selbststerilität braucht doch nicht bedeuten, dass sie nicht Wiederkreuzungsprodukte mit den Eltern bilden kann ebenso wie die oben erwähnte Hybride von *Nymphaea odorata* × *tuberosa*.

Die Frage, ob *V. cruziana* mit n = 12 oder *V. regia* mit n = 10 die phylogenetisch ältere Art ist, müssen wir dahingestellt sein lassen. Die Zahl 12 steht in besserer Übereinstimmung mit den gewöhnlich vorkommenden Chromosomenzahlen innerhalb nahe verwandter Familien, wie bei *Cerataphyllaceae* und *Ranunculaceae* (TISCHLER 1927, LANGLET 1927) aber nicht mit den Chromosomenzahlen innerhalb der am nächsten stehenden Gattungen. Das Entstehen von *V. regia* könnte man sich da am leichsten im Zusammenhang mit einer Verlustmutation stehend denken.

Die innerhalb der Gattung *Victoria* vorkommenden haploiden Chromosomenzahlen sind demnach n = 10 und (12).

Euryale.

Euryale ferox, welche von den Systematikern in die Nähe der vorhergehenden Gattung gestellt wird, weicht von dieser nicht nur durch die Chromosomenzahl 2 n = 58 und also die haploide Chromosomenzahl n = 29 ab sondern auch durch das Aussehen der Chromosomen. Sie sind bei dieser Art von dem für *Nymphaeaceae* karakteristischen Typus (Fig. 4 d) und man kann sie ohne Schwierigkeit zählen.

In den vorliegenden Verzeichnis über die bisher bekannten Chromosomenzahlen von *Nymphaeaceae* haben wir versucht sämtliche sowohl ältere Angaben als auch unsere eigenen Beiträge zusammenzufassen. Wir haben dabei besonders angegeben ob haploide oder somatische Platten gezählt wurden. Die haploiden Zahlen, die rechnerisch aus den somatischen erhalten wurden, werden durch * gekennzeichnet. Mit (?) sind die Zahlen versehen worden, die nicht durch Zählung von mehreren Chromosomenplatten exakt kontrolliert werden konnten. Die Zahlen, auf die man sich mit Sicherheit schliessen konnte durch Angaben über den Fertilitätsgrad bei den Hybriden, die sie mit der Chromosomenzahl nach bekannten Arten bilden, sind auch mitgenommen und zwar in Klammer.

	Haploide Chromosomenzahl	*Somatische Chromosomenzahl*	
Unterfam. **Nelumboideae**			
Nelumbo			
lutea	c:a 8		FARR 1922
lutea	*8	16	
nucifera	*8	16	

	Haploide Chromosomenzahl	*Somatische Chromosomenzahl*	
Unterfam. **Cabomboideae**			
Cabomba			
caroliniana	12	24	NITSZCHKE 1914
caroliniana(?)	* 52(?)	104(?)	
Brasenia			
purpurea	* 40(?)	80(?)	
Unterfam. **Nymphaeoideae**			
Tribus **Nuphareae**			
Nuphar			
advena	* 17	34	
japonicum	* 17	34	
luteum	17	18—34	LUBIMENKO und MAIGE 1907
luteum		34	ROSENBERG 1909
luteum	* 17	34	
microphylla	* 17	34	
pumilum	* 17	34	
Tribus **Tetrasepaleae**			
Subtribus *Nymphaeinae*			
Nymphaea			
capensis	(14)		
capensis v. zanzibariensis	* 14	28	
stellata	* 14	28	
sp. Madagascar	* 14	28	
lotus	* 28	56	
mexicana	* 28	56	
rubra	* 28	56	
»Hofgärtner Graebner»	* 28	56	
alba	32		GUIGNARD 1898
odorata	* 42	84	
»tetragona helvola»	* 42	84	
tuberosa	(42)		
alba	48		STRASBURGER 1900
alba	(56 od. 42)		
candida	c:a 56	c:a 112	
tetragona	* 56	112	
gigantea	112(?)	224(?)	

	Haploide Chromosomenzahl	*Somatische Chromosomenzahl*
Subtribus *Euryalinae*		
Euryale		
ferox	* 29	58
Victoria		
regia	* 10	20
»*hybrida imperialis*»	* 11	22
»*pseudocruziana*»	* $\frac{23}{2}$	23
cruziana	(12)	

Aus dem Chromozomenverzeichnis geht hervor, dass jede Gattung durch eine gewisse Chromosomenzahl gekennzeichnet wird, die wir die spezifische Zahl nennen wollen und die sonst nicht in der Familie angetroffen wurde. Ordnen wir diese Zahlen in eine Serie so nimmt sich diese folgendermassen aus:

n = 8; 10 und 12; 14; 17; 29; 40; 52.

Obwohl den beiden letzten Zahlen eine gewisse Unsicherheit anhaftet, geht doch mit voller Deutlichkeit hervor, dass die spezifischen Zahlen der verschiedenen Gattungen nicht eine euploide Serie bilden und ebensowenig weisen die einander näher stehenden Gattungen Chromosomenzahlen von ungefähr gleicher Grösse auf, wie dies bei den verschiedenen Arten von *Carex* (HEILBORN 1924) der Fall ist. Die Serie ist im Gegenteil so ausgeprägt aneuploid, dass wir ohne Bedenken unserer Überzeugung Ausdruck geben, eine eventuelle Untersuchung von *Barclaya*, die wir jetzt aus vollständigem Mangel an Material nicht vornehmen konnten, würde die spezifische Zahl dieser Gattung ein Glied in der aneuploiden Serie erweisen. Diese augenfällige und durchgängige Verschiedenheit zwischen den spezifischen Zahlen scheint uns von einer gewissen Bedeutung zu sein. In systematischer Hinsicht sind auch die Unterschiede zwischen den Gattungen so gross, dass diese auf drei Unterfamilien verteilt wurden.

Da man sich ja das Entstehen der spezifischen Chromosomenzahlen in intimsten Zusammenhang mit dem Ausdifferenzieren der verschiedenen Gattungen denken muss, suchen wir vielleicht am natürlichsten auch die Erklärung für jene im Zusammenhang mit dem hohen phylogenetischen Alter der Nymphaeaceen. In jetziger Zeit sind *Nymphaeaceae* möglicherweise mit Ausnahme der Gattung *Nymphaea* als Relikten einer vormals sowohl an Artanzahl als auch Verbreitung grösseren Familie zu betrachten. Nicht nur Arten sondern sogar ganze Gattungen sind bloss fossil angetroffen worden und unter diesen ausgestorbenen Formen gibt es auch solche, die bis zu einem gewissen Grad den Übergang zwischen jetzt lebenden vermitteln. In der älteren Kreide sind Fossile angetroffen worden, die die drei Unterfamilien *Nelumboideae, Cabomboideae* und *Nymphaeoideae* schon in dieser Zeit gut ausdifferenziert aufweisen. Im Tertiär erlangten besonders die *Nymphaeoideae* eine sehr hohe Entwicklung. *Nymphaeoideae pentasepalae* wird in der Gegenwart durch *Nuphar*

mit 7 Arten und *Barclaya* mit 3 Arten vertreten. *Nymphaeoideae tetrasepalae* umfasst *Nymphaea* mit ca. 35 Arten und *Euryale* und *Victoria* mit 1 beziehungsweise 2 Arten. *Nymphaeoideae trisepalae* hat sich nicht bis zur gegenwärtigen Zeit fortgepflanzt. *Nelumboideae* und *Cabomboideae* tragen in noch höherem Grad den Charakter von Relikten; die erstere Unterfamilie, die jetzt durch zwei Arten repräsentiert wird, hatte früher zirkumpolare Verbreitung; *Cabomboideae* umfassen jetzt die Gattung *Cabomba* mit 4 Arten und die monotype Gattung *Brasenia*. Eine direkte Erklärung dafür, dass die spezifischen Zahlen in den obenerwähnten Fällen aneuploid sind, gibt zwar das hohe Alter an und für sich nicht, aber je längere Zeit seit der Ausdifferenzierung der Gattungen verflossen ist, desto grösseren Spielraum haben auch solche Faktoren gehabt, welche Veränderungen der ursprünglichen Chromosomenzahlen mit sich führen und damit eine Aussonderung von eventuellen euploiden Formen veranlassen konnten. Obwohl die Anzahl zytologisch untersuchter Pflanzen bisher relativ sehr gering ist, so ist es vielleicht doch nicht ganz unberechtigt zu konstatieren, dass innerhalb der jüngeren Familien z. B. *Compositae* und auch in denjenigen älteren Familien, wo die Unterschiede zwischen den verschiedenen Gattungen verhältnismässig gering sind, z. B. *Ranunculaceae* die spezifischen Chromosomengarnituren sich im allgemeinen entweder in Bezug auf Anzahl nicht voneinander unterscheiden oder auch euploide Serien mit den Grundzahlen 3, 4, 5 und 7 bilden. Nicht selten trifft man dagegen aneuploide Formen innerhalb der Gattungen im Gegensatz zu dem was bei *Nymphaeaceae* der Fall ist.

Untersuchen wir die spezifischen Zahlen der Gattungen innerhalb der im allgemeinen den Nymphaeaceen nahegestellten Familien von *Ceratophyllaceae* und *Ranunculaceae* finden wir bei *Ceratophyllum submersum* n = 12 (STRASBURGER 1902). Eine Zahl von ungefähr gleicher Grösse haben wir auch bei *C. demersum* beobachtet. Innerhalb der *Ranunculaceae* treffen wir die Zahlen 4, 5, 6 und 7 an (LANGLET 1927, TISCHLER 1927); die Zahlen 5 und 6 kommen bei je einer Gattung vor, dagegen werden die meisten spezifischen Zahlen von Vielfachen von 4 gebildet und karakterisieren vor allem die Gattungen, die als am meisten typisch für die Familie angesehen werden können. Auch bei *Nymphaeaceae* treffen wir Zahlen, die ein Vielfaches von 4 ausmachen und zwar bei *Nelumbo*-Arten 8, *Victoria cruziana* (12), *Brasenia* 40 und *Cabomba* 52. *Nuphar* mit 17 und *Euryale* mit 29 weichen bloss mit einer Einheit von der 4-Serie ab und sind möglicherweise als Plusmutationen zu betrachten. *Nymphaea* mit der monoploiden Zahl 14 dürfte eine Parallellerscheinung ausmachen zu dem Auftreten der 7-Zahl bei einigen Gattungen der *Ranunculaceae*. Auch die monokotylen *Helobiae* zeigen spezifische Zahlen der 4-Serie. Es scheint demnach am wahrscheinlichsten, dass auch die spezifischen Zahlen von *Nymphaeaceae* sich mit einigen Abweichungen an eine euploide 4-Serie anschliessen.

Bezüglich der systematischen Stellung der Nymphaeaceen herrschen Meinungsverschiedenheiten, die in der Einleitung schon angedeutet worden sind. In Hinblick auf die Anzahl von Chromosomen können sie gerade so gut zu den *Ranales* wie zu den *Helobiae* oder zu beiden angeschlossen werden. HEINTZE (1927) lässt die *Nymphaeales* zusammen mit den *Magnoliales* eine Klasse, die

Pseudodicotyledonae bilden, die mit den *Dicotyledonae* und *Monocotyledonae* gleichgestellt ist. Die bei den *Saururaceae* angetroffenen Chromosomenzahlen sind bei *Saururus cernuus* n = 10 (TÄCKHOLM und SÖDERBERG 1918) und bei *Houttuynia cordata* n = ca. 52 (SÖDERBERG 1927). Besonders bei *Houttuynia* sind die Chromosomen von ausgeprägtem Nymphaeaceentypus, da sie sowohl an Zahl als Aussehen an die Chromosomengarnitur von z. B. *Cabomba* erinnern. Die für *Piperaceae* angegebenen haploiden Zahlen 12, ca. 20 und 16 teilen wir mit Reservation mit, da die beiden ersten laut Angabe sich auf dieselbe Art beziehen (TISCHLER 1927). HEINTZE gibt den Gang der phylogenetischen Entwicklung folgendermassen an: *Liliaceae* → *Butomaceae* → *Archinuphar* → *Nuphar* → *Trochodendraceae*. Die *Pseudodicotyledonae* sollten demnach einen Seitenzweig bilden, der nahe der Basis vom Stammbaum der Monokotyledonen ausgegangen ist und demnach in keinerlei Verwandschaftsverhältnis zu den *Ranales* steht. *Archinuphar* ist ein hypotetisches Verbindungsglied zwischen *Butomus* und *Nuphar*, von dem angenommen wird, dass es Staminodialnektarien entbehrt aber Pollenblüten besessen habe und übrigens mit *Nuphar polysepalum* nahe verwandt gewesen sei und ebenso wie diese 9 Tepalen gehabt habe. Die jüngeren nordamerikanischen *Nuphar*-Arten besitzen 6 Tepalen, während *N. microphyllum* und *N. rubrodiscum* ebenso wie *N. luteum* und *N. pumilum* nur 5 Tepalen haben. *Nymphaeaceae* sollten ebenso wie die Gattung *Nuphar* ihren Ursprung in Nordamerika haben. Zufolge von verschiedenen organographischen Umständen gibt HEINTZE folgende Entwicklungsserie an: *Butomus* (n = 20, TERBY 1920) — *Archinuphar* (hypotetisch) — Nuphar (n = 17) — *Nymphaea* (n = 14) — *Victoria* (n = 12 und 10). Für jünger als diese Gattungen hält er *Nelumbo* (n = 8). Sollte sich die derartig skizzierte Entwicklungskette als der Wirklichkeit entsprechend erweisen, so hat gleichzeitig mit der Ausbildung der Gattungen eine Abnahme der Chromosomenzahl stattgefunden. Wir wollen vorläufig diese Frage nicht weiter diskutieren, da unserer Ansicht nach die Prämissen noch in allzugeringen Grad bekannt sind, um auch nur versuchsweise Schlussfolgerungen bezüglich der Polyploidiprobleme ziehen zu können. Hier mag nur noch erwähnt werden, dass wir es für eine zu grosse Vereinfachung der Fragen ansehen, wenn nur mit der Anzahl der Chromosomen laboriert wird; ihre Form und Grösse dürfte in vielen Fällen von gleich grosser, vielleicht grösserer Bedeutung sein.

Um den Zusammenhang zwischen den verschiedenen Gattungen und die Verteilung der Chromosomenzahlen bei ihnen und den verschiedenen Untergattungen und Sektionen von *Nymphaea* zu illustrieren, reproduzieren wir allerdings mit mehreren Änderungen in verschiedener Beziehung Fig. 5 nach CONARD (1911, S. 218). Die Figur bezweckt demnach hier nicht eine Illustration weder für die Zeit des Auftretens der verschiedenen Gattungen noch für irgendein anderes phylogenetisches Verhalten auf Grund der darin eingesetzten Chromosomenzahlen zu geben. Namen sind nur von denjenigen Arten genannt worden, deren Chromosomenzahl man für bekannt ansehen kann, während die übrigen beschriebenen aber zytologisch unbekannten Arten nur der Anzahl nach angegeben wurden. Die fossilen Formen sind mit ein paar Ausnahmen ganz fortgelassen worden.

Es verdient noch einmal erwähnt zu werden, dass die für die *Nelumbo*

idae und die *Cabomboidae* angegebenen Zahlen Vielfache von 4 sind. Dasselbe gilt auch von der Zahl n = 12, die von NITZSCHKE (1914) für *Cabomba caroliniana* angegeben worden ist. Schon früher ist auch hervorgehoben worden, dass die vielleicht jüngste Gattung der *Nymphaeoidae*, *Nymphaea*, am meisten von der 4-Serie durch ihre monoploide Zahl p = 14 abweicht. Es ist dies auch

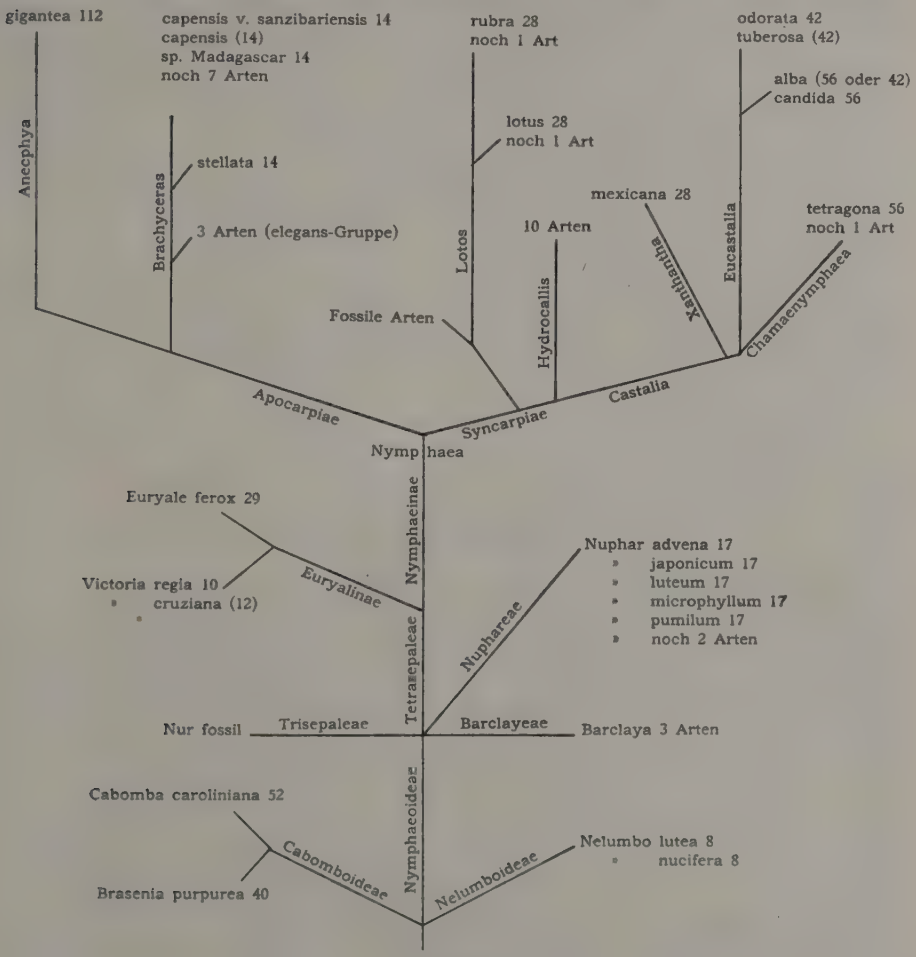


Fig. 5.

die einzige Gattung, die gegenwärtig einen grösseren Formenreichtum aufweist und die einzige, von der man annehmen kann, dass Artenbildung in grösserem Ausmass innerhalb verhältnismässig später Zeit stattgefunden hat. Nach CONARD (1911) dürfte die Gattung wahrscheinlich ihren Ursprung im westlichen Europa gehabt haben und sich später über die arktischen Kontinente verbreitet haben. Schon zeitlich hätten sich dabei die apocarpen und syncarpen Gruppen differenziert. Für die primitivste unter den *Apocarpiae* hält er *N. gigantea*, welche nebst var. *violacea* die Untergattung *Anecphya* ausmacht. Diese Ansicht gründet

CONARD teils auf organographischen Kennzeichen, teils auf ihrer Verbreitung in dem altertümlichen australischen Florengebiet. *N. gigantea* zeichnet sich durch eine sehr hohe Chromosomenzahl aus, n = 112, vielleicht die höchste, die bisher unter den Phanerogamen beobachtet worden ist.

Die andere Untergattung *Brachyceras* umschliesst teils die primitivere *N. elegans*-Gruppe mit 3 Arten im tropischen Amerika, teils *N. stellata* im Asien und teils 8 afrikanische Arten. Diese letzteren und speziell *N. capensis* var. *zanzibariensis* hält CONARD für die am meisten abgeleiteten. Die untersuchten Arten weisen die Chromosomenzahl 14 auf. Inwiefern diese Zahl auch die übrigen Arten von *Brachyceras* kennzeichnet, ist schwer zu beurteilen. Gewisse Gründe sprechen indessen dafür; so bilden *N. capensis* var. *zanzibariensis* und die amerikanische *N. flavo-virens* immer Hybriden sobald sie zusammen wachsen. Diese Hybride ist jedoch steril ebenso wie die übrigen bekannten Artenhybriden innerhalb dieser Untergattung.

Die syncarpen Formen in Europa teilten sich frühzeitig in *Lotos* und *Castalia*. Von *Lotos* ist *N. lotus*, die nebst noch zwei Arten in Afrika vorkommt, die primitivere, während die indische *N. rubra* mehr vom Urtypus abweicht. Die Chromosomenzahl ist jedoch für diese beiden Arten dieselbe n = 28.

Die Untergattung *Castalia* bildet die am stärksten variierende Gruppe und hat zugleich die grösste Verbreitung. Als die Gattung beim Vordringen des Eises nach Süden getrieben wurde, differenzierte sich in Amerika aus *Castalia*-ähnlichen Formen die Untergattung *Hydrocallis* heraus. Wir haben nicht Gelegenheit gehabt, irgendeine von den 10 bisher beschriebenen Arten dieser nur unvollständig bekannten Untergattung zu untersuchen.

Die Untergattung *Castalia* wird, wie wir oben betont haben, durch eine geringere Grösse der Chromosomen als den übrigen Untergattungen gekennzeichnet. Nur *Anecphya* erinnert in dieser Beziehung an *Castalia*. Die geringe Chromosomengrösse bei *Nymphaea gigantea* ist am ehesten als eine Begleiterscheinung der hohen Chromosomenzahl zu betrachten. Die nach CONARD primitivste der verschiedenen zu *Castalia* gehörenden Sektionen ist *Xanthantha*, die durch eine Art im südlichsten Nordamerika repräsentiert wird, *N. mexicana* mit n = 28. Die nächst jüngere Sektion *Chamaenymphaea* umfasst zwei Arten nämlich *N. fennica*, deren Vorkommen auf gewisse Teile von Finnland eingeschränkt ist, und *N. tetragona*, welche die weiteste Verbreitung von sämtlichen *Nymphaea*-Arten hat, da sich ihr Fundort von Sibirien durch Kaschmir und China nach Australien(?) erstreckt und sie auch in Nordamerika gefunden wird. Trotzdem ihre Chromosomenzahl n = 56 doppelt so gross ist als die von *N. mexicana* n = 28, weisen die Chromosomen keine Tendenz auf an Grösse abzunehmen. Die Sektion *Eucastalia* umfasst teils *N. alba* und *N. candida* in Eurasien und Afrika teils *N. odorata* in Amerika. CONARD (a. a. O. S. 171) schreibt: »One is inclined to suggest that *N. tetragona* of China shades off through the Sibirian forms into *N. fennica*, this then runs into *N. candida* and it again into *N. alba* of Germany and England». *N. candida* mit n = 56 sollte demnach sowohl was Konstitution als auch Verbreitung anbelangt den Stammarten näher stehen als die amerikanischen Arten mit n = 42, welche ausgeprägte Spezialisierung aufweisen. Über die Frage, in welchem Verhältnis *N. alba*

und *candida* zueinander stehen, sind wir noch nicht imstande gewesen zu entscheiden. Am wahrscheinlichsten ist es vielleicht, dass die beiden dieselbe Chromosomenzahl n = 56 haben, was dem oben zitierten Ausspruch CONARDs eine gewisse Stütze geben würde. Man kann indessen aus den vorhandenen Angaben über *N. alba*'s Verhalten bei Hybridisierung keinen Aufschluss über die Grösse ihrer Chromosomenzahl erhalten. Sie bildet Hybriden sowohl mit der hexaploiden *N. odorata* als auch mit der oktoploiden *N. candida* aber in beiden Fällen sind die Hybriden steril. CONARD (p. 231) hält allerdings für möglich, dass *N. colossea*, »a second hybrid, *N. alba candidissima* × *odorata rosea*» ist. *N. alba candidissima* soll *N. alba* × *candida* sein, wird aber als steril bezeichnet. Für CONARD scheint der Gedanke nicht ganz fremd zu sein, dass ein gewisser Grad von Fertilität doch vorhanden sein kann: »even *N. alba* × *candida* is greatly enfeebled in seed-producing capacity» (S. 223); weiter unten auf derselben Seite wird *N. alba candidissima* jedoch als »absolutely sterile» erwähnt. Nach ROSS (1917) sollen bei der Hybride »nur wenige Samen zur normalen Entwicklung» kommen. Mit Sicherheit kann dagegen angenommen werden, dass die Variationen innerhalb von *N. alba* nicht mit Variationen der Anzahl von Chromosomen verbunden sind. Hybriden innerhalb der Art z. B. *N. alba* × *alba rubra* sind nämlich vollkommen fertil. Dasselbe dürfte auch vom Formenkreis *N. candida* gelten.

Zusammenfassung.

Die Untersuchungen haben mit Ausnahme der *Barclaya*-Arten sämtliche Gattungen der *Nymphaeaceae* umfasst. Bei jeder Gattung ist eine spezifische Chromosomenzahl beobachtet worden, die im übrigen nicht in der Familie angetroffen wurde. Diese Zahlen sind 8, 10 und 12, 14, 17, 29, 40, 52. Diese Zahlen bilden mit geringeren Abweichungen eine polyploide Serie mit der Grundzahl 4. Unserer Meinung nach stehen die Abweichungen im Zusammenhang mit dem hohen phylogenetischen Alter der Gattungen.

Innerhalb der Gattung *Nymphaea* verteilen sich die gefundenen Chromosomenzahlen derartig, dass in jeder Untergattung oder Sektion bisher nur eine Chromosomenzahl angetroffen wurde. Die gefundenen haploiden Chromosomenzahlen bilden eine euploide Serie: 14, 28, 42, 56 und 112.

Es hat sich erwiesen, dass die von verschiedenen Forschern angegebene phylogenetische Entwicklung sowohl hinsichtlich der Gattungen innerhalb der *Nymphaeaceae* als auch der Untergattungen und Sektionen innerhalb von *Nymphaea* in mehreren Fällen mit einer Senkung der Chromosomenzahl Hand in Hand geht.

Die Grösse und das Aussehen der Chromosomen bietet innerhalb der *Nymphaeaceae* in mehreren Fällen Kennzeichen von mindestens gleich hohem systematischen Rang wie ihre Anzahl.

Zitierte Literatur.

Conard, H. S., The Waterlilies. A monograph of the genus *Nymphaea*. — Baltimore 1905.

Cook, M. T., Developement of the embryo-sac and embryo of *Castalia odorata* and *Nymphaea advena*. — Bull. Torr. Bot. Cl. Bd. 29. 1902.

Farr, C. H., The meiotic cytokinesis of *Nelumbo*. — Am. Journ. of Botany. Bd. 9. 1922.

Guignard, L., Les centres cinétiques chez les végétaux. — Ann. Sc. nat. Ser. VIII. Bot. 1897.

Heilborn, O., Chromosome numbers and dimensions, species-formation and phylogeny in the genus *Carex*. — Hereditas, Bd. 5. 1924.

Heintze, A., Cormofyternas fylogeni. (Phylogenie der Cormophyten). — Lund 1927.

Langlet, O., Beiträge zur Zytologie der Ranunculazeen. — Sv. Bot. Tidskr. Bd. 21. 1927.

Lesley, Mann, M., and Frost, H. B., Mendelian inheritance of chromosome shape in *Matthiola*. — Genetics Bd. 12. 1927.

Lubimenko, W. et Maige, A., Recherches cytologiques sur le développement des cellules-mères du pollen chez les Nymphéacées. — Revue génér. d. Bot. Bd. 19. 1907.

Lyon, H. L., Observations on the embryogeny of *Nelumbo*. — Minnesota Bot. Studies. Ser. 2., part. 5. 1901.

Malme, G. O., Några anteckningar om *Victoria* Lindl., särskilt om *Victoria Cruziana* d'Orb. — Acta Horti Bergiani. Bd. IV. N:o 5. 1907.

Nitzschke, J., Beiträge zur Phylogenie der Monokotylen, gegründet auf die Embryosackentwicklung apokarper Nymphaeaceen und Helobien. — Cohns Beitr. z. Biol. d. Pflanz. Bd. 12. 1914.

Rosenberg, O., Über den Bau des Ruhekerns. — Sv. Bot. Tidskr. Bd. 3. 1909.

Ross, H., *Nymphaeaceae* in Kirchner, Loew und Schröter, Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas. Bd. 2. Abt. 3. 1917.

Strasburger, E., Über Reduktionsteilung, Spindelbildung, Centrosomen und Cilienbildner im Pflanzenreich. — Histolog. Beitr. Heft 6. Jena. 1900.

——, Ein Beitrag zur Kenntniss von *Ceratophyllum submersum*. — Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 37. 1902.

Söderberg, E., Über die Chromosomenzahl von *Houttuynia cordata*. — Sv. Bot. Tidskr. Bd. 21. 1927.

Terby, J., La constance du nombre des chromosomes et de leurs dimensions dans le *Butomus umbellatus*. — La Cellule. Bd. 32. 1922.

Tischler, G., Pflanzliche Chromosomen-Zahlen. — Tabulae Biologicae 1927.

Täckholm, G. und Söderberg, E., Neue Beispiele der simultanen und sukzessiven Wandbildung in den Pollenmutterzellen. — Sv. Bot. Tidskr. Bd. 12. 1918.

5. Taxonomical and embryological notes on Carica.

By

O. HEILBORN.

With 3 figures in the text.

Some years ago the writer published a paper on *Carica* (HEILBORN 1921) where some cultivated species were dealt with, material of which was collected during a journey in Ecuador 1919—20. During that same journey I also collected seeds of a wild *Carica*-species. From these seeds I have got some plants that enable me now to describe, in the following, a new species of this genus. At the same time I take the opportunity of making some further, complementary notes on certain taxonomical and embryological details in the above-mentioned paper.

Taxonomy.

Carica baccata nov. spec.

Dioica. Arbor, perglabra; foliis pinnatifidis, lobis 5—7. Flores feminei ignoti; flores masculi paene sessiles, inflorescentiis collecti crebris, planis, brevibus scapis praeditis. Sepala triangularia, circ. $^1/_2$ mm. longit. Tubus corollae circ. 18—19 mm. longit., angustus; laciniae corollae 5, circ. 8 mm. longit., lanceolatae, revolutae, acutae, supra albescentes-virides. Filamenta staminum exteriorum longa, connectivo ex anthera non multum eminenti; interiora stamina filamentis paene carentia, connectivo ex anthera longe eminenti. Rudimentum ovarii lineare-subulatum, circ. 2,5 mm. longit. Fructus post maturitatem iuglandis amplitudine aut minores, rotundi, rubri, ramosa structura dispositi. Semina tuberculata, post siccitatem circ. 6—7 mm. longit., 3,5—4,5 mm. latit.

Seeds of this species were collected at Tenguel in the coastal lowland south of Guayaquil, Ecuador, where the plant grew at the skirts of a tropical forest. The plant was there called »col del monte» (»wood-cabbage»). The seeds were sown in the greenhouse of the University of Stockholm, and the plants later on removed into the new greenhouse of the Bergianic Garden (Hortus Bergianus) at Stockholm, where one of the plants flowered last winter. This specimen turned out to be a male one. The plants in the greenhouse are now about 3 m. high, slender trees of a typical *Carica*-shape; one of them

has a branch. The leaves are broad, pinnatifid, rather strongly pigmented with anthocyanin on their lower surface. The whole plant is perfectly glabrous. The male flowers sit in dense, rater flattened axillary clusters and are characterized by their slender shape with a long, narrow tube and much shorter, acute, revolute lobes. The latter are whitish green, the rest of the corolla green. The anthers are whitish yellow. Unfortunately there have been no fruits preserved so that I cannot give any detailed description of them. They were, however, of about the size of a walnut, or somewhat smaller, round and

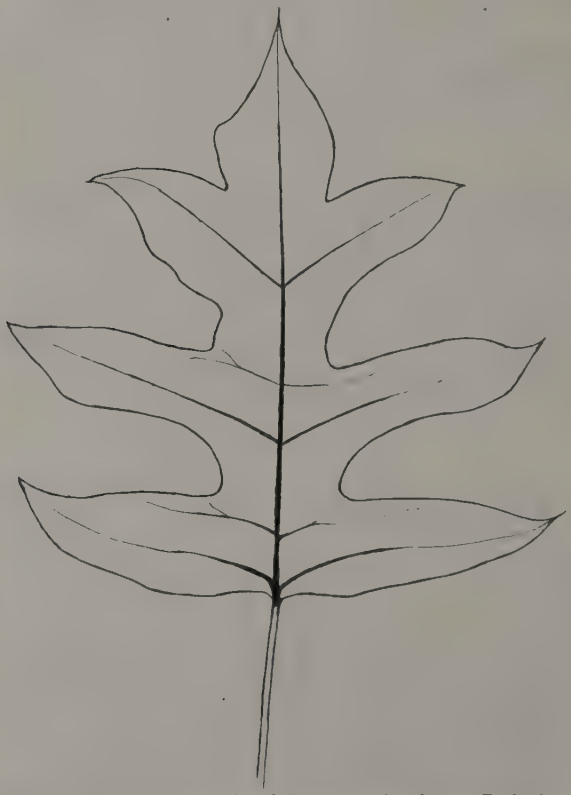


Fig. 1. *Carica baccata* Leaf (lamina 3 dm. long). Red. size.

Fig. 2. *Carica baccata.* Male inflorescence. Nat. size.

Fig. 3. *Carica baccata.* Stamens (in side view). Interior stamen to the left, exterior to the right. Magnified.

of a red colour. On the seed-envelope Dr. IVAR HOLMGREN of the Stockholm University, my fellow-traveller, has made the following note: »... red berries in ramified clusters». The seeds are of the *Vasconcellea*-type.

Returning now to the paper on *Carica*, cited above, I take the opportunity, in this connection, to make a few complementary remarks on the rather doubtful species, cited in the literature as *Carica cundinamarcensis*. In the above-mentioned work I stated that *C. cundinamarcensis* is a species of Colombian origin, imperfectly known but by SOLMS (1889, 1893) identified with the Ecuadorian species that HOOKER (1875) had described as *C. candamarcensis*. My own opinion was then, and is still, that it is very uncertain what the Colombian *C. cundi-*

namarcensis really is, as the European greenhouse-specimens with that name nowadays certainly are of a doubtful origin. HARMS (1925) in a recent monograph suggests that it might be identical with the Peruvian *C. pubescens*, an interpretation which, however, does not seem to me very probable. On the other hand, since my above paper was written, the studies of POPENOE (1920, 1924) have shown that *C. candamarcensis* is commonly cultivated in Colombia, too. On account of this it now seems rather likely to the present writer that the Colombian and the Ecuadorian species really may be identical. This species should, however, be called *C. candamarcensis*, as it has been described under that name, though it is possible that this name might be a mere distortion of *cundinamarcensis* (Cundinamarca is a province in Colombia). However this may be, the name *cundinamarcensis* should not be used any more and may just as well be left out of discussion, being of no clear significance.

Embryology.

In the writer's above-cited paper the embryo-sac of *C. chrysopetala, pentagona, candamarcensis* and *Papaya* was described as being of *Lilium*-type though only with 5 nuclei, antipodals being lacking. My description of the embryological development is in this paper, unfortunately, very short, and might be misunderstood in one way or another. The results might also be regarded as somewhat doubtful, as USTERI (1907) and KRATZER (1918) had reported, in *C. Papaya*, normal megaspore tetrads, as well as embryo-sacs with 8 nuclei. I have, therefore, reinvestigated some of my old slides and also looked through all my notes from the earlier investigation. As result I must now state once more that I am not able to find any megaspore tetrads in the ovules of the species investigated. As to the number of nuclei in the mature embryo-sacs, it must, however, be said that the 5-nucleate embryo-sac is found only as a rule. Already in my previous paper (p. 12) two embryo-sacs of *C. pentagona* were mentioned with 10 and 9 nuclei respectively, the interpretation of which was very uncertain. From my notes it further appears that in *C. Papaya* and *C. pentagona* some embryo-sacs of a normal type with 8 nuclei were also found, although, unfortunately, I did not mention these cases in my paper. The reinvestigation of the old slides has confirmed this, and also made it probable, that 8-nucleate embryo-sacs may occur in *C. candamarcensis*, too. Readers of my paper may therefore get an inadequate conception of the embryology of *Carica*, on account of the brevity of the paper, which I indeed regret. My private opinion is, however, that the embryological development of the species investigated is, on the whole, of minor significance, as all four species are cultivated fruit-trees, two of which show a most decided parthenocarpy. All kinds of degeneration phenomena are well-known in parthenocarpic fruits and as such phenomena the abbreviated embryological development of the above *Carica*-species may, perhaps, be regarded. In fact, I have reported (l. c. p. 9, 12) many, rather big ovules where the embryo-sac appeared to have stopped its development at a 5-, 4- or even at a 2-nucleate stage, while several ovules did not contain any archesporial cells at all. As already

pointed out in the previous paper (p. 14), different races may probably behave in a different manner; it should be added that the development, even on the same tree, may differ from one ovule to another. As a rule, as stated above, a 5-nucleate embryo-sac of *Lilium*-type is developed but this somewhat unusual development seems, on the above grounds, to be of little morphologic or taxonomic significance.

Out of a rather scanty material of *C. quercifolia* (from Hortus Bergianus) I have, finally, cut some slides and made a few additional embryological observations. In some very young ovules investigated I thus found uninucleate megaspore mother-cells, and binucleate mother-cells (or megaspores?). In the neighbourhood of all embryo-sacs and mother-cells, even very young ones, collapsed cells are found but tetrad-cells or rests of such cells could not be found with any degree of certainty. Several mature embryo-sacs were also studied which all had but 5 nuclei. As these embryo-sacs were rather old they might possibly have contained antipodals which then should have degenerated, but these antipodals, if formed at all, could thus not have been well developed, and have been very short-lived. The above observations tend to show that the embryological development of *C. quercifolia* is of about the same type as in the other species of this genus, but the question as to the possible existence of megaspore tetrads could not be decided. The material has been too fragmentary for any detailed study.

Botanical Department, University of Stockholm.

October 1927.

Literature cited.

HARMS, H. (1925), *Caricaceae*, Engl. & Prantl, Nat. Pfl.-fam., 2:e Aufl., Bd. 21.

HEILBORN, O. (1921), Taxonomical and cytological studies on cultivated Ecuadorian species of *Carica*. Ark. för Bot., Bd. 17, N:o 12.

HOOKER, J. D. (1875), *Carica candamarcensis*. Curtiss, Bot. Mag., ser. 3, vol. XXXI, tab. 6,198.

KRATZER, J. (1918), Die verwandtschaftlichen Beziehungen der *Cucurbitaceen* auf Grund ihrer Samenentwicklung (mit spezieller Berücksichtigung der *Caricaceen*, *Passifloraceen*, *Aristolochiaceen* und *Loasaceen*). Flora, Bd. 110.

POPENOE, W. (1920), Manual of tropical and subtropical fruits. New York, Macmillan.

——, (1924), Economic fruit-bearing plants of Ecuador. Contr. Unit. States Nat. Herb., vol. 24, part 5.

SOLMS-LAUBACH, H. (1889), *Caricaceae*, Martius, Flora Bras., XIII : III.

——, (1893), *Caricaceae*, Engl. & Prantl, Nat. Pfl.-fam., III: 6 a.

USTERI, A. (1907), Studien über *Carica Papaya* L. Ber. d. deutsch. bot. Ges., Bd. XXV.

6. Zur Kenntnis der Compositen des tropischen Ostafrika.

Von

ROB. E. FRIES.

Mit 10 Tafeln.

In Band VIII der Acta Horti Bergiani habe ich — zumteil monographisch — eine Anzahl afrikanischer Vertreter gewisser Compositengattungen *(Carduus, Echinops, Sonchus, Tolpis)* behandelt und zwar im Zusammenhang mit der Bearbeitung der Sammlungen, welche mein Bruder, Professor THORE C. E. FRIES, und ich 1911—12 auf einer Expedition zu den ostafrikanischen Bergen Kenia und Aberdare anfertigten. Eine Übersicht der dort vorkommenden Riesen-Senecionen ist von uns beiden gemeinsam in Band 16 S. 321 (1922) der Svensk Botanisk Tidskrift veröffentlicht worden. Die vorliegende Arbeit bildet nun einen Bericht über die übrigen Compositen, die auf der genannten Reise von uns gesammelt wurden. Sie betrifft daher in erster Linie die Compositenflora auf den nahe bei einander liegenden Bergen Kenia und Aberdare, aber ich habe auch andere Compositen hinzugezogen, die in einigen anderen, während der letzten Jahre aus Ostafrika an schwedische Museen heimgebrachten Sammlungen vorhanden waren. Hauptsächlich beziehen sich diese auf den Mt. Elgon und seine Umgebung (innerhalb der westlichen Kenia-Kolonie), wo teils von Dr. GERH. LINDBLOM, teils von Dr. H. GRANVIK während ihrer zu ethnographischen und zoologischen Zwecken im Jahre 1920 unternommenen Expedition zum genannten Berge gute Sammlungen angelegt wurden. Aus demselben Gebiete stammt auch eine gut konservierte Sammlung, die Dr. GRANVIK auf einer zweiten Reise 1926 zusammenbrachte. Eine geringere Anzahl Compositen enthält ferner eine Pflanzenkollektion, die von Dr. LINDBLOM 1911—12 im Ukamba-Gebiete südlich vom Mt. Kenia gesammelt wurde. Schliesslich hatte ich noch Gelegenheit, einige Arten aus der Gegend von Lumbwa (zwischen Nairobi und dem Victoriasee) zu untersuchen, welche dort teils von meinem Bruder und mir 1922, teils von Fräulein K. CARLBORG im selben Jahr, jedoch später, gesammelt wurden.

Bei der Bearbeitung konnte ich die Sammlungen des Naturhistorischen Museums in Stockholm benutzen, unter denen namentlich die Schimperschen Pflanzen aus Abessinien gut vertreten sind, wie auch die Sammlungen des

botanischen Museums in Upsala, wo die auf meiner ersten Reise durch Afrika 1911—12 zusammengebrachten Sammlungen aufbewahrt werden und wo sich auch die erste Serie des von meinem Bruder und mir heimgebrachten Materials befindet. Ferner konnte ich während ein paar Besuchen im botanischen Museum in Berlin die reichen afrikanischen Sammlungen benutzen, die dort vorhanden sind und ohne deren Studium die vorliegende Bearbeitung kaum möglich gewesen wäre. Es ist mir eine angenehme Pflicht, den Vorständen dieser Museen meinen warmen Dank auszusprechen für das Entgegenkommen, mit dem mir alle diese Sammlungen zur Verfügung gestellt wurden. Grossen Dank schulde ich auch dem hervorragenden Kenner der Compositen Afrikas Dr. S. MOORE für die wertvolle Hilfe, die er mir gütigst zuteil werden liess durch Vegleichung verschiedener Arten mit dem Material, das im Natural History Museum in London und im Herbarium zu Kew aufbewahrt wird. Ich engreife ferner die Gelegenheit, Herrn Professor T. G. HALLE meinen herzlichsten Dank auszusprechen für seine Hilfe bei der Anfertigung der Photographien, welche auf den beigefügten Tafeln wiedergegeben werden.

Höhnelia vernonioides Schweinf. in Höhnel, Zum Rudolph-See und Stephanie-See p. 861 (1892); O. Hoffmann in Engler u. Prantl, Nat. Pfl.-Fam. IV:5 p. 388; S. Moore in Journ. Linn. Soc. Bot. 35 p. 306, Pl. 8 (1902). — Mt. Kenia: Westseite bei Forest Station auf feuchtem Grasboden, 2300 m ü. d. M.; meterhoch mit rotvioletten Blüten (blühend und fruchtend 25. XII. 1921. — ROB. E. und TH. C. E. FRIES n. 300). — Mt. Elgon: Lake Nairasha (blühend und fruchtend 8. V. 1920. — G. LINDBLOM). — Taf. 1, fig. 1.

Verbreitung: Das Hochplateau vom Kenia bis zum Elgon. Die Art wurde zum ersten Male gesammelt während der HÖHNEL-Expedition bei Ndoro (Nieri) westlich vom Kenia; im Berliner Herbarium habe ich ausserdem Exemplare vom Massai-Hochland gesehen, ferner vom Mauplateau 2300—3000 m (5. XI. 1905; BAKER) und aus »Massai» (1882—83; G. FISCHER).

Samen aus dem Herbarienmaterial vom Kenia (n. 300) wurden im Frühjahr 1927 im Bergianischen Garten in einen Blumentopf gesäet. Die aufgekommenen Exemplare entwickelten sich im Sommer so kräftig, dass sie im Oktober zu blühen begannen.

Ethulia Scheffleri S. Moore in Journ. Bot. 52 p. 89 (1914). — Kenia Colony: Nieri auf feuchtem Boden und auf einer Lichtung im Wald, ca. 1700 m ü. d. M. (in beginnendem Blühen 18—21. XII. 1921. — ROB. E. und TH. C. E. FRIES n. 83 und 215). — Mt. Kenia: Nordostseite, Bachufer bei Meru (blühend und fruchtend 19. II. 1922. — n. 1747). — Meterhoch mit lila-violetten Blüten.

Verbreitung: Hochebene innerhalb der Kenia-Kolonie und Uganda. Im Berliner Herbarium sah ich Exemplare dieser Art von Lamuru (SCHEFFLER n. 288; Kotyp-Exemplar), Massai (SCOTT ELLIOT n. 6589) und Athi Plains (blühend und fruchtend 13. II. 1896; leg. POSPISCHIL).

Die Art ist im Bergianischen Garten während einiger Jahre gezüchtet worden; die Exemplare waren aus Samen des Kenia-Materiales (n. 1747) gezogen worden.

Gutenbergia araneosa S. Moore in Journ. Bot. 38 p. 153 (1900). — Kenia Colony: zwischen Nairobi und Thika, auf Feld mit niedrigem Gras allgemein (blühend 17. XII. 1921. — Rob. E. und Th. C. E. Fries n. 18).

Verbreitung: Die Art ist nur von »British East Africa, between Lé and Tocha» angegeben. Diese Exemplare habe ich nicht gesehen, aber mit der Beschreibung stimmt das Kenia-Material in allem wesentlichen gut überein.

Gutenbergia Fischeri R. E. Fr. n. sp. (Taf. 2, Fig. 1). — Herba perennis e basi ramosa, caulibus erectis vel adscendentibus subsimplicibus, ad 12 cm altis; internodia albido-araneosa, 0,5—1,5 cm longa. Folia superiora alterna, inferiora opposita et inter se connata, lineari-lanceolata, sessilia, apicem basinque versus acutata, integra vel interdum sursum dentibus laxis acutis minimis instructa, supra viridia et laxe araneosa, subtus nervo medio excepto dense albido-lanuginosa, 3—4 cm longa et 3—5 mm lata; nervi secundarii inconspicui. Inflorescentiae in apicibus caulium corymbosae, 2—3 cm latae; capitula 3—8, pedunculis 2—10 mm longis strictis sustenta, campanulata, basi rotundata, circ. 20-flosculosa, floribus exceptis 5 mm longa et 5—6 mm diam.; involucri squamae exteriores ovatae et extus pubescentes, interiores oblongo-lanceolatae, sursum violascentes et sericeo-pubescentes, omnes breviter acutae, nervo medio obscuro in acumen minutum exeunte; squamae intimae 4,5—5 mm longae et 1,25 mm latae. Corolla 7 mm longa, violacea, extus hirsuta, sursum sensim ampliata, laciniis linearibus 2,5—3 mm longis. Achaenia (immatura) obconica, glabra, 1 mm longa.

Mt. Kenia: Westseite bei Coles Mill (am Fuss des Berges) auf *Themeda*-Steppe, ca. 2000 m ü. d. M. (blühend 17. I. 1922. — Rob. E. und Th. C. E. Fries n. 1027). — Typus speciei in herb. Upsal.

Mit der hier vorliegenden Art stimmen ein paar im Berliner Herbarium befindliche Exemplare völlig überein, die von Fischer im Massailande (1882—83) gesammelt und von Klatt als *Gutenbergia Petersii* Steetz bestimmt worden sind. Zu dieser Art gehören sie jedoch nicht. Sie, wie auch das Kenia-Material, unterscheiden sich durchaus durch ihre Perennität, durch längere Sprosse, grössere, breitere und wollhaarigere Blütenköpfchen und durch weniger lang und schmal zugespitzte Hüllschuppen.

Gutenbergia elgonensis R. E. Fr. n. sp. — Herba gracilis, verosimiliter perennis; caules erecti vel adscendentes, ramosi, circ. 30 cm alti; internodia ad 3 cm longa, minute albido-araneosa. Folia infima opposita, cetera omnia alterna, linearia, subaequilata et apice longe acutata, basi paulo (in foliis superioribus magis) caulem amplectentia, integra, supra viridia et laxe araneosa glabrescentia, subtus dense albido-lanuginosa, 3—5 cm longa et 2—3—(4) mm lata; nervus medius supra impressus, subtus prominens, secundarii inconspicui. Inflorescentiae corymbosae, laxae, ramis gracilibus; capitula numerosa, pedunculis gracillimis 3—10 mm longis sustenta, obconico-campanulata, circ. 20-flosculosa, floribus exceptis circ. 5 mm longa et 4 mm diam.; involucri squamae extus minute araneosae, exteriores ovatae, interiores oblongo-lanceolatae et sursum violascentes, omnes acutae et nervo medio excurrente minute apiculatae, intimae 4—5 mm longae et 1 mm latae. Corolla extus pubescens, 7 mm longa, lobis limbi circ.

3 mm longis linearibus. Achaenia oblongo-subcylindrica, 10-costata, pilis nonnullis minutissimis sub lente valido solum conspicuis instructa, 1,25 mm longa.

Mt. Elgon (1920. — H. GRANVIK); ibid. offener Boden ca. 2000 m ü. d. M. (21. V. 1920. — G. LINDBLOM). — Typus speciei: GRANVIK in herb. Holm.

Die Art steht unzweifelhaft der *Fischeri* nahe, unterscheidet sich aber durch ihren hohen, schlanken Wuchs, durch die gegenständige Stellung nur der alleruntersten Blätter, durch längere, schmälere und mehr stengelumfassende Blätter, schmälere Blütenköpfchen usw. Gleich der erwähnten Art stimmt diese auch in vielem mit *Petersii* Steetz überein; sie scheint jedoch perennierend zu sein, hat schmälere, nicht so weit den Stengel umfassende Blätter, und die Hüllschuppen sind breiter und nicht so schmal zugespitzt.

Erlangea tomentosa (Oliv. & Hiern) S. Moore in Journ. Bot. 46 p. 158 (1908). — Syn.: *Bothriocline Schimperi* Oliv. & Hiern var. *tomentosa* Oliv. & Hiern in Oliv. Fl. trop. Afr. III p. 266 (1877); *Erlangea Schimperi* (Oliv. & Hiern) S. Moore var. *tomentosa* (Oliv. & Hiern) S. Moore in Journ. Linn. Soc. Bot. 35 p. 307 (1902). — Kenia Colony: Nieri auf trockenen grasbedeckten Hügeln, ca. 1700 m ü. d. M. (blühend 19. XII. 1921. — ROB. E. und TH. C. E. FRIES n. 153); 1—2 m hoch, aufrecht, Blüten violett. — Mt. Kenia: Westseite bei Forest Station, Steppe in der montanen Regenwaldregion, 2300 m ü. d. M. (blühend 28. XII. 1921. — n. 411). — Mt. Elgon am Rande des Urwaldes, ca. 2500 m ü. d. M. (1926. — GRANVIK n. 24, 25 und 26).

Verbreitung: Gallahochland, Kenia Colony, Uganda, Deutsch-Ostafrika, Nyikaplateau.

Var. **acuta** R. E. Fr. nov. var. — Folia regulariter et densius serrata, subtus tomento magis adpresso vestita. Capitula circ. 20-flosculosa; involucrum 6—7 mm longum, squamae interiores apicem versus sensim longiusque acutata. Corolla violacea 5—6 mm, achaenia 1,8—2 mm longa.

Mt. Kenia: Westseite in der oberen Bambusregion, Bachufer am Rande eines Gebüsches, ca. 2800 m ü. d. M. (blühend und fruchtend 1. II. 1922. — ROB. E. und TH. C. E. FRIES n. 1337). — Mt. Aberdare: Ostabhang in Gebüsch in der oberen Bambusregion (mit Blüten und Früchten 13. III. 1922. — n. 2331). — Typus varietatis: n. 1337 in herb. Upsal.

Ein der *tomentosa* nahestehender, aber in vieler Hinsicht von derselben abweichender Typus, der vielleicht eine besondere Art repräsentiert. S. MOORE, der ja der Gattung *Erlangea* eingehende Studien gewidmet hat und die Liebenswürdigkeit hatte, das oben erwähnte Kenia-Material mit den zahlreichen, als *tomentosa* bestimmten Exemplaren zu vergleichen, die im Natural History Museum in London und im Kew-Herbarium aufbewahrt werden, hat mir indessen mitgeteilt, dass er ehestens geneigt wäre, den genannten Typus blos als eine Varietät von *tomentosa* aufzufassen.

Erlangea fusca S. Moore in Journ. Bot. 46 p. 159 (1908). — Mt. Kenia: Westseite bei Forest Station in dem montanen Regenwald, 2350 m ü. d. M. (blühend 5. I. 1922. — ROB. E. und TH. C. E. FRIES n. 760).

Die Blätter des gesammelten Materials schwärzen sich beim Trocknen nicht oder nur unbedeutend; trotzdem dürfte dasselbe nach einer liebenswürdigen Mitteilung von S. MOORE zu *fusca* zu rechnen sein.

Verbreitung: Kikuyu, Kenia, Aberdare (Sir EVAN JAMES) und Upper Mau Plateau (WHYTE).

Erlangea amplifolia O. Hoffm. et Muschl. in Engl. Jahrb. 46 p. 64 (1911) var. **aberdarica** R. E. Fr. nov. var. — A typo differt capitulis minoribus, floribus exceptis 6—7 mm longis et 5—6 mm latis, squamis involucri interioribus 6—7 mm longis et 1—1,5 mm latis. — Mt. Aberdare: Ostabhang im montanen Regenwald allgemein, ca. 2000 m ü. d. M. (blühend und fruchtend 12. III. 1922. — ROB. E. und TH. C. E. FRIES n. 2225).

Die Hauptart, welche auf dem Kilimandscharo vorkommt, ist im Berliner Herbarium durch drei Exemplare (ENGLER n. 1707, UHLIG n. 139 und ENDLICH n. 688) vertreten. Alle drei zeigen eine grosse Einheitlichkeit in der Grösse der Blütenköpfchen, und von ihnen allen unterscheidet sich das Aberdare-Material deutlich durch seine kleineren Blütenköpfchen. In den vegetativen Teilen stimmt dagegen dieses Material völlig mit dem Kilimandscharo-Typus überein.

Erlangea cordifolia (Benth.) S. Moore in Journ. Linn. Soc. Bot. 35 p. 313 (1902). — Syn.: *Gutenbergia cordifolia* Benth. ex Oliv. in Trans. Linn. Soc. 29 p. 89, t. 55 (1873); *Bothriocline diversifolia* O. Hoffm. in Engl. Pfl.-Welt Ostafr. C p. 403 (1895). — Kenia Colony: Nieri, ca. 1700 m ü. d. M. (blühend 21. XII. 1921. — ROB. E. und TH. C. E. FRIES n. 265). — Mt. Kenia: Westseite zwischen Forest Station und Rongai river am Gebüschrande, 2000—2300 m ü. d. M. (blühend und fruchtend 12. I. 1922. — n. 850).

Verbreitung: trop. Ostafrika (Kenia Colony, Deutsch-Ostafrika) und Seengebiet.

Vernonia lasiopus O. Hoffm. in Engl. Pfl.-welt Ostafrikas C p. 403 (1895). — Kenia Colony: Nieri auf trockener Steppe, ca. 1700 m ü. d. M. (blühend 19. XII. 1921. — ROB. E. und TH. C. E. FRIES n. 150). — Mt. Kenia: Forest Station in Gebüsch 2300 m ü. d. M. (mit Blüten und Früchten 8. II. 1922. — n. 1436). — Mannshoher bis 2,5 m hoher Strauch; Blüten weiss oder lila.

Verbreitung: trop. Ostafrika vom Kilimandscharo bis zu dem Seengebiet.

Vernonia rufuensis Muschl. in Engl. Jahrb. 46 p. 69 (1911) et in Wissensch. Erg. d. deutsch. Zentral-Afrika-Exp. 1907—08, Bd. II p. 352 (1914). — Kenia Colony: Gwonongween bei der Eisenbahnstation Lumbwa in *Acacia*-Steppe, ca. 2000 m ü. d. M. (blühend und fruchtend 21. IV. 1922. — ROB. E. und TH. C. E. FRIES n. 2811). Meterhoher Strauch; Blüten weiss mit sehr schwachem Stich ins Violette.

Verbreitung: nur vom Seengebiet (Süd-Mpororo) bekannt (MILDBRAED n. 360). Mit diesem Exemplar stimmt das vorliegende Material gut überein. Da ich das Original-Exemplar der sehr ähnlichen *Vernonia Grantii* Oliv. nicht

gesehen habe, kann ich nicht entscheiden, ob *rufuensis* von dieser wirklich artverschieden ist.

Vernonia homilocephala S. Moore in Journ. Linn. Soc. Bot. 35 p. 322 (1902). — Mt. Elgon: am Rande des Urwaldes, 2300 m ü. d. M. (21. V. 1920. — G. LINDBLOM); Bambusregion, »occasional, 8500 ft; — 10 ft, fl. white» (DUMMER n. 3624 im Berliner Herbarium).

Verbreitung: Die Art ist vom Mau (2100 m) beschrieben, wo sie von SCOTT ELLIOT zuerst gesammelt wurde. So viel ich weis, ist sie bisher von keinem anderen Fundort angegeben worden. Die Bestimmung ist nur nach der Beschreibung ausgeführt; mit dieser stimmen die Elgon-Exemplare gut überein, allerdings sind die Köpfchen derselben etwas grösser.

Vernonia auriculifera Hiern in Cat. Welw. Afr. Pl. I p. 539 (1898). — Kenia Colony: Nieri, Waldrand, ca. 1700 m ü. d. M. (blühend 21. XII. 1921. — ROB. E. und TH. C. E. FRIES n. 203). — Mt. Kenia: Nordostseite bei Meru in Lichtungen des montanen Regenwaldes (blühend 17. II. 1922. — n. 1668). Strauch oder Strauchbaum 2—4 m hoch; Blüten lila-rosa.

Verbreitung: weit verbreitet über Uganda, Ruwenzori, mittleres Kongogebiet und Angola.

Vernonia keniensis R. E. Fr. n. sp. — Herba perennis; caulis stricte erectus, simplex vel parce ramosus, ramis erectis, violaceo-setoso-hirsutus, striatus, praecipue sursum plus minus rubro-violaceus, 25—60 cm altus, usque vel fere ad inflorescentiam foliosus; internodia circ. 0,5 cm longa, sursum longiora. Folia rigide membranacea, (exsiccata) supra laete viridia, subtus paulo pallidiora, sessilia vel rarius ad 2 mm longe petiolata, oblonga, basi rotundata, apice acuta et apiculo setiformi 0,5—2 mm longo terminata, margine leviter crenulata et dentibus apiculatis reflexis instructa, supra breviter setosa scaberrima, subtus laxius setoso-hirsuta scabra et punctulis minutis glandulosis pellucidis densissime ornata, 4—5 cm longa et 1,5—2 cm lata, apicem versus caulium decrescentia. Inflorescentia in caule ramisve terminalis, corymbosa, paucicapitulata, 4—6 cm diam.; pedunculi patentes stricti, dense setoso-hirsuti, 1—4 cm longi. Capitula subglobosa, 12—14 mm longa et 12—16 mm lata; involucri foliola multiseriata, pubescentia, viridi-violacea; exteriora subulata, basi 0,5—0,75 mm lata, sicut interiora sensim longiora et subulata in acumen filiforme glabrum saepe curvatum sensim attenuata; intima 9—10 mm longa, membranacea, linearia vel linearilanceolata, e basi 1—2 mm lata apicem versus sensim angustata et 2—4 mm longe aristata. Florum corolla rubro-violacea, 7—8 mm longa. Achaenia (vix matura) oblonga, dense setosa, basi callosa, 2,5—3 mm longa; pappus biseriatus, setae interiores rigidae, scabrae, sordide albae, 5—6 mm longae, exteriores 0,5 mm longae, acutae, interioribus paulo latiores, anguste squamaeformes.

Mt. Kenia: Westseite zwischen Coles Mill und Forest Station, auf Grassteppe (*Themeda*-Assoziation) ca. 2200 m ü. d. M. (mit Blüten und unreifen Früchten 16. I. 1922. — ROB. E. und TH. C. E. FRIES n. 948). — Typus in herb. Upsal.

Die Art erinnert am meisten an *Vernonia Fischeri* O. Hoffm. (Engl. Jahrb. 20 S. 221. 1894), unterscheidet sich aber durch ihr steif aufrechtes Wachstum,

durch kleinere Blütenköpfchen und reicher verzweigte Blütenstände, längere und mehr fadenförmig ausgezogene Hüllschuppen, reichere Behaarung der Blütenköpfchen u. a. m.

Vernonia brachycalyx O. Hoffm. in Engl. Pfl.-Welt Ost-Afrikas C p. 405 (1895). — Mt. Kenia: Westseite, Nieri in Wald (mit Blüten 21. XII. 1921. — Rob. E. und Th. C. E. Fries n. 249). Nordostseite, bei Meru; Strauch auf trockenen Hügeln und Halbliane in Sträuchern auf Lichtungen des montanen Regenwaldes (blühend und fruchtend Mitte Febr. 1922. — n. 1621 und 1814).

Verbreitung: Gebirge des tropischen Ostafrika nach dem oberen Kongogebiet.

Vernonia subscandens R. E. Fr. n. sp. — Subscandens; caulis striatus, tomentellus; internodia 5—15 cm longa. Foliorum petiolus tomentellus, sursum anguste alatus, ad 4,5 cm longus, patulo-reflexus; lamina tenuiter membranacea, viridis et subtus pallidior, cordata, basi rarius subtruncata vel vulgo incisa (incisura 0,5—1,5 cm alta aperta rotundata) et insuper in petiolum anguste alato-decurrens, apicem acutum versus longiuscule attenuata, margine serrata (dentibus ad 2 mm altis et 5 mm latis, minute apiculatis), supra breviter, subtus praesertim in nervis longius densiusque cinereo-pubescens, ad 15 cm longa et 10 cm lata. Inflorescentiae in ramis terminales, corymbosae, laxae, 10—20 cm diam.; pedunculi 7—12 mm longi, tomentelli, ebracteati vel bracteis paucis linearibus 2—3 mm longis instructi. Capitula cum floribus circ. 9 mm longa et 12 mm lata; involucri campanulato-obconici foliola pauciseriata, tomentella, exteriora linearia 2—3 mm longa, apice recurvata, intima anguste oblonga acuta scariosa, nervo viridi percursa, circ. 4 mm longa et 1 mm lata. Flores circ. 25; corolla albido-pallide lilacina, 5—6 mm longa. Achaenia obconica, 4-costata, straminea, breviter pilosa, 1,5—2 mm longa; pappi setae albae caducae fragiles, biseriatae, interiores 4—5 mm longae, exteriores $^1/_4$—$^1/_3$ mm longae, anguste squamaeformes, ciliatae, interioribus paulo latiores.

Mt. Kenia: Nordostseite bei Meru, Lichtung in dem montanen Regenwald in Gebüsch kletternd (blühend 16. II. 1922. — Rob. E. und Th. C. E. Fries n. 1620); ibid., Bachufer (mit Blüten und Früchten 19. II. 1922. — n. 1748). — Typus speciei: n. 1748 in herb. Upsal.

Die Art dürfte wegen des Vorhandenseins von allerdings sehr schmalen äusseren Pappusschuppen am ehesten zur Sect. *Lepidella* zu rechnen sein, zeigt aber in der schmalen Form der genannten Schuppen den Übergang zur Sect. *Cyanopis*. Sie scheint eine freistehende Art zu sein und zeichnet sich aus durch ihre halb lianenartige Wachstumsweise und die grossen, dünnen Blätter.

Vernonia aemulans Vatke (err. typ.: »demulans») in Oesterr. bot. Zeitschr. 27 p. 195 (1877); Oliv. & Hiern in Oliv., Fl. trop. Afr. III p. 274 (1877). — Kenia Colony: Nieri auf trockenen grasbedeckten Hügeln, ca. 1700 m ü. d. M. Bis 1 m hoch mit rotvioletten Blüten (blühend und fruchtend 19—20. XII. 1921. — Rob. E. und Th. C. E. Fries n. 134 und 190). — Mt. Kenia: Ostseite bei Churi (mit Blüten 23. II. 1922. — n. 1835).

Verbreitung: tropisches Ostafrika.

Vernonia Smithiana Less. in Linnaea 1831 p. 638; Oliv. & Hiern, l. c. p. 276 (1877). — Kenia Colony: Gwonongween bei der Eisenbahnstation Lumbwa, auf der *Acacia*-Steppe, ca. 2000 m ü. d. M. (blühend 18. IV. 1922. — Rob. E. und Th. C. E. Fries n. 2856).

Verbreitung: tropisches Afrika.

Vernonia urticaefolia A. Rich. Fl. Abyssin 1 p. 378 (1847); Oliv. & Hiern l. c. p. 279 (1877). — Mt. Aberdare: Ostabhang im montanen Regenwald; 2—3 m hoch, Blüten weiss bis hell lila (blühend 13. III. 1922. — Rob. E. und Th. C. E. Fries n. 2292).

Verbreitung: bisher nur aus Abessinien angegeben.

Vernonia syringaefolia O. Hoffm. in Engl. Pfl.-Welt Ost-Afrikas C p. 405 (1895). — Mt. Kenia: Westseite bei Forest Station am Rande des montanen Regenwaldes, 2300 m ü. d. M.; Halbliane mit violetten Blüten (blühend 29. XII. 1921. — Rob. E. und Th. C. E. Fries n. 503).

Verbreitung: in Gebirgsbusch des tropischen Ostafrika. Im Berliner-Herbarium habe ich Exemplare vom Kilimandscharo (Volkens n. 1230), von Buschland überm Wald des Grabenrands bei Ngaruka (Uhlig) und aus »Englisch Ost-Afrika» (Scott Elliot n. 11) gesehen.

Vernonia karaguensis Oliv. & Hiern ex Oliv. in Trans. Linn. Soc. Lond. 29 p. 91 (1873). — Mt. Kenia: Nordostseite zwischen Meru und Jaracuma auf einer Lichtung des montanen Waldes (blühend und fruchtend 15. II. 1922. — Rob. E. und Th. C. E. Fries n. 1590).

Verbreitung: Seengebiet (Rutschuru-Steppe), Budduwald, Kasindi, Bukoba, Karagwe) ostwärts nach Lumbwa und dem Keniaberg.

Vernonia pteropoda Oliv. & Hiern in Oliv. Flora trop. Afr. III p. 283 (1877). — Mt. Kenia: Ostseite in dichtem Wald am Iraru-Fluss mannshoch (blühend und fruchtend 24. II. 1922. — Rob. E. und Th. C. E. Fries n. 1893).

Verbreitung: tropisches Ostafrika (Usambara, Usafua, Nyassaland, Mossambik).

Vernonia afromontana R. E. Fr. n. sp. — Herba erecta, sparse ramosa, 1,5—2 m alta; ramuli ad 5 mm crassi, striati, pilis longis crispis cellularibus primo densissime, dein laxius vestiti. Folia membranacea, viridia, subtus paulo pallidiora, lanceolata, acuta, basin versus in petiolum brevem alatum sensim et longe angustata, basi integra excepta dentata (dentibus acute apiculatis), supra setoso-pilosa, demum glabrescens, subtus densius et persistenter praesertim in nervis validioribus setoso-pilosa, 10—20 cm longa et 2—5 cm lata. Capitula in ramis terminalia solitaria, basi vel prope basin foliis singulis vel duobus instructa; involucrum late campanulatum, araneosum, 2—2,5 cm altum, 2,5—4 cm diam.; foliola multiseriata; extima et intermedia lineari-lanceolata, basi cartilaginea, appendiculata, appendice viridi, striata, subito reflexa, e basi 2—3 mm lata apicem spinosum versus sensim angustata; foliola intima omnino scarioso-membranacea, glabra, linearia, circ. 2 cm longa et 2—2,5 mm lata, breviter

spinoso-apiculata. Flores numerosi; corollae coeruleae (vel violaceae?) extus breviter pilosae tubus anguste cylindricus, sursum paulo ampliatus, 9—11 mm longus, lobi lineares 5—6 mm longi et $^2/_3$ mm lati; antherae 2,5—3,5 mm longae, basi sagittatae; stigmata 4—4,5 mm longa. Achaenia applanata, lanceolata, basi callosa, adpresse setosa, 7 mm longa, 2—2,25 mm lata; pappi setae biseriales, exteriores 1—1,5 mm longae, interiores 9—10 mm longae, strictae, fragiles, sordide cinereae, minute barbulatae.

Mt. Kenia: Westseite bei Forest Station in dem montanen Regenwald 2300 m ü. d. M. (blühend und fruchtend 5. I. 1922. — ROB. E. und TH. C. E. FRIES n. 784). — Mt. Aberdare: Escarpment, sumpfige Waldlichtung 2200—2300 m ü. d. M. (mit Blüten 11. II. 1903. — THOMAS III: 75 in herb. Berol.). — Mt. Elgon: ca. 2200 m ü. d. M. (1920. — G. LINDBLOM; H. GRANVIK); ibid. im Urwald 2700 m ü. d. M. (blühend und fruchtend Febr. 1926. — H. GRANVIK n. 46; in herb. Lund.). Typus speciei: ROB. E. un TH. C. E. FRIES n. 784 in herb. Upsaliensi.

Die Art scheint, nach den vielen Sammlungen zu urteilen, die ich von ihr gesehen habe, in den Gebirgsgegenden innerhalb der Kenia-Kolonie gemein zu sein. Sie gehört dort zur Flora des Bergwaldgürtels. Am nächsten steht sie der *Vernonia pauciflora* (Willd.) Less. und gehört wie diese zur Sektion *Xipholepis*. Von der genannten Art unterscheidet sie sich indessen durch ihre grösseren Blätter, ihre grossen, mehr vereinzelt stehenden Blütenköpfchen und vor allen Dingen durch die breiten, blattähnlichen, zurückgebogenen Anhänge der Hüllkelchschuppen.

Vernonia pauciflora (Willd.) Less.; Oliv. & Hiern l. c. p. 283 (1877). — Kenia Colony: Steppe bei Nieri, ca. 1700 m ü. d. M. (blühend und fruchtend Mitte Dez. 1911. — ROB. E. und TH. C. E. FRIES n. 89 und 158). Bis mannshoch mit blauen Blüten.

Verbreitung: tropisches Ost- und Westafrika.

Adenostemma viscosum Forst.; Oliv. &. Hiern l. c. p. 299 (1877). — Mt. Kenia: Ostseite, im Wald am Iraru-Fluss (blühend und fruchtend 24. II. 1922. — ROB. E. und TH. C. E. FRIES n. 1885).

Verbreitung: Tropen der Alten und Neuen Welt.

Ageratum conyzoides L. Sp. pl. p. 839 (1753). — Kenia Colony: Nieri auf feuchtem Boden, ca. 1700 m ü. d. M. (mit Blüten und Früchten 18. XII. 1921. — ROB. E. und TH. C. E. FRIES n. 67). — Mt. Kenia: Nordostseite, Meru, Unkraut (blühend und fruchtend 17. II. 1922. — n. 1696).

Verbreitung: alle wärmeren Gegenden.

Dichrocephala latifolia DC. Prodr. V p. 372 (1836). — Kenia Colony: Nieri auf feuchten Stellen, ca. 1700 m ü. d. M. (Dez. 1921. — ROB. E. und TH. C. E. FRIES n. 72). — Mt. Kenia: Westseite, Bachufer in dem montanen Regenwald bei Forest Station, 2200—2300 m ü. d. M. (blühend und fruchtend Anfang 1922. — n. 438 und 642).

Verbreitung: tropisches und südliches Afrika; trop. und subtrop. Asien.

Dichrocephala chrysanthemifolia DC. Prodr. V p. 372 (1836). — Kenia Colony: Nieri (Rob. E. und Th. C. E. Fries n. 259). — Mt. Kenia: in dem montanen Regenwald bei Forest Station, 2300 m ü. d. M. (mit Blüten und Früchten 28. XII. 1921. — n. 441). — Mt. Elgon: im Regenwald, 2600 m ü. d. M. (1926. — H. Granvik n. 200).

Verbreitung: trop. Afrika und Asien.

Dichrocephala alpina R. E. Fr. n. sp. (Taf. 2, Fig. 2—4). — Herba humilis; caules graciles, solitarii vel pauci, plus minus decumbentes et adscendentes, vulgo simplices, rarius parce ramosi, 3—5 cm longi, interdum breviores (1 cm) vel rarius usque ad 2 dm longi, pilosi. Folia ad basin caulis subdense rosulata, utrinque pilis cellularibus crispulis albidis vestita, spathulato-ovata, apice rotundata et breviter apiculata, basin versus in petiolum 0,5—1(—2) cm longum cuneato-angustata, grosse dentata, dentibus utrinque 2—3 apiculatis 1—2 mm altis; lamina 0,8—2 cm longa, 0,5—1,5 cm lata; nervi supra vix conspicui, subtus elevati; folia caulina pauca, sursum decrescentia, sessilia et amplexicaulia, obovato-oblonga, summa linearia-oblonga 2—3 mm longa. Capitula ad apices caulium solitaria, subglobosa, 5—6 mm diam.; receptaculum cylindrico-clavatum, circ. 3 mm longum. Florum ♀ germen oblongum, apice truncatum, circ. 1 mm longum, glabrum, apice glandulis minutis sessilibus instructum; corolla glabra, tubo brevissimo incluso circ. 0,5 mm longa, limbus fere ad basin in lobos 3(—4) ovatos obtusos divisus; stylus $^3/_4$ mm longus, stigmata brevia filiformia. Florum ♂ germen 0,5 mm longum, glabrum; corollae tubus glaber cylindricus, 0,5 mm longus, limbus extus puberulus cupuliformis 1 mm altus, ad medium 4-lobatus, lobis ovatis obtusiusculis; filamenta circ. $^1/_3$ mm, antherae $^1/_4$ mm longae; stylus 1,5 mm longus, stigmata brevissima.

Mt. Aberdare: Östlich vom Sattima, teils auf der Hochsteppe zwischen den Grasbüschen, teils auf feuchtem, mit Lebermoosen bewachsenem Boden am Ufer eines Baches, ca. 3000 m ü. d. M. (blühend 15. III. 1922. — Rob. E. und Th. C. E. Fries n. 2418). — Kilimandscharo: Lager am Ruassibach (Landschaft Marunga) im Moose zwischen Grasbüschen der Bergwiesen im und oberhalb des Urwaldes, 2440 m ü. d. M.; untere Blüten weiss, obere braunrot (blühend 31. VIII. 1893. — Volkens n. 881). Zwischen den Grasbüschen der Bergwiesen an lichten trockneren Stellen in den Waldparzellen oberhalb des Gürtelwaldes in den Schluchten bis 3500 m; Johannes-Schlucht 3300 m unterhalb des Mawengi-Gipfels (mit Blüten und Früchten 7. X. 1893. — Volkens n. 1139). Süd-Kilimandscharo, *Erica*-Region, Brandgegend, ca. 3100 m ü. d. M. (blühend und fruchtend 19. XI. 1901. — Uhlig n. 554). — Typus speciei: Rob. E. und Th. C. E. Fries n. 2418 in herb. Upsal.

Die Art steht *D. chrysanthemifolia* nahe und weicht von ihr hauptsächlich ab durch ihren zwerghaften Wuchs, die mehr oder weniger herabgebogenen Sprosse und die Rosetten bildenden, nicht gelappten, sondern nur grob gezähnten Blätter. Der Mittelpfeiler der Blütenköpfchen ist auch im Fruchtstadium fast zylindrisch und schwillt nach oben nur wenig an; die Krone der weiblichen Blüten ist ganz glatt, und die Antheren der Zwitterblüten sind kleiner. In der Tat bildet diese Art eigentlich nur einen alpinen Typus, der sich aus *chrysanthemifolia* herausgebildet hat. Da sie jedoch, obgleich in der Grösse etwas

variierend (die Exemplare vom Kilimandscharo sind zumteil recht hochwüchsig, bis 2 dm), ein sehr charakteristisches Aussehen hat, sollte man sie, meiner Ansicht nach, als besondere Art auffassen.

Felicia globularioides Mattf. in Notizbl. Bot. Gart. u. Mus. Berlin-Dahlem, Bd. VIII p. 235 (1922). — Mt. Kenia: Westseite zwischen Nieri und dem Kenia auf der Steppe (blühend 22. XII. 1921. — ROB. E. und TH. C. E. FRIES n. 284); Coles Mill, ca. 2000 m ü. d. M. (mit Blüten und Früchten 17. I. 1922. — n. 981).

Verbreitung: die Art ist bisher vom Massailand (Umbugwe und Iraku; MERKER n. 80) und Kitosh, südlich vom Elgon (G. LINDBLOM) bekannt. Im Vergleich mit diesen letzteren, die ich gesehen habe, sind die Kenia-Exemplare von kleinerem Wuchs und durch schmälere Blätter gekennzeichnet.

Felicia frutescens R. E. Fr. n. sp. — Fruticulus 3—4 dm altus, erectus, rigidus, valde ramosus; rami curvato-adscendentes, novelli minute adpresse hirsuti, vetustiores basibus foliorum persistentibus aculeolati. Folia densissima, rigida, e basi dilatata filiformia, obtusa, glanduloso-punctata, ceterum glabra, utrinque canaliculata, uninervia, 4—8 mm longa, $^1/_3$—$^1/_2$ mm lata. Capitula in ramis terminalia; pedunculi vix 0,5 cm longi, brevissime denseque hirsuti; involucrum cupulaeforme, circ. 6 mm diam., squamae 3—4-seriatae, lineari-lanceolatae, acutae, exteriores nonnullae breviores puberulae, interiores late scarioso-marginatae, ciliatae, ad 3 mm longae. Flores radii numerosi, feminei, tubus 1,5 mm longus, ligula violacea lineari-oblonga, 4—5 mm longa et circ. 1,25 mm lata; flores disci ♀ tubulosi numerosissimi flavi, corolla 2—3 mm longa; germen immaturum anguste obovoideum, paulo compressum, adpresse breviter hirsutum, 1 mm longum. (Achaenia matura ignota.)

Kenia Colony: Kinangop-Plateau am Fuss des Westabhangs des Mt. Aberdare, steinige Stellen der Steppe, ca. 2000 m ü. d. M. (blühend 17. III. 1922. — ROB. E. und TH. C. E. FRIES n. 2508). — Typus in herb. Upsal.

Eine unter den tropischen Arten dieser Gattung freistehende Art, die sich am nächsten an *abyssinica* anschliesst. Sie ist von dieser leicht zu unterscheiden durch ihre holzigen Stämme mit den bogenförmig aufwärtsstrebenden Ästen, ihre kurzen, glatten, nadelförmigen Blätter, fast ungestielten Blütenköpfchen u. a. m.

Microglossa densiflora Hook. f. in Journ. Linn. Soc. VII p. 200 (1864). — Kenia Colony: Nieri-forest (in beginnendem Blühen 21. XII. 1921. — ROB. E. und TH. C. E. FRIES n. 251) und am Bachufer (mit Blüten und Früchten 5. III. 1922. — n. 2157). — Mt. Kenia: Nordostseite bei Meru auf Lichtungen im montanen Regenwald, bis wenigstens ein paar m hoch kletternd (blühend 17. II. 1922. — n. 1698) und in Gebüsch trockener Bachfurchen (blühend und fruchtend 21. II. 1922. — n. 1809).

Verbreitung: Gebirgsgegenden im trop. Ostafrika (Usambara, Uluguru, Kilimandscharo), Seengebiet und Westafrika (Kamerun).

Psiadia punctulata (DC.) Vatke in Oesterr. Bot. Zeitschr. XXVII p. 196 (1877). Syn.: *Ps. arabica* Jaub. et Spach, Illustr. Pl. Orient. IV p. 85, t.

352—353 (1850—53). — Mt. Kenia: Westseite zwischen Rongai river und Forest Station am Rande von Gebüschen, ca. 2200 m ü. d. M. (blühend und fruchtend 12. I. 1922. — ROB. E. und TH. C. E. FRIES n. 866).

Verbreitung: von Arabien durch Ostafrika bis nach Südafrika.

Nidorella arborea R. E. Fr. n. sp. — Arbor ad 6 m alta, trunco ad 1 dm diam.; ramuli apice foliiferi 4—7 mm crassi, minutissime puberuli, mox glaberrimi; internodia brevissima. Folia tenuiter membranacea, laete viridia, lanceolata, ad basin sessilem sensim angustata, apice longe et tenuiter acutata, basi vel interdum usque ad medium integra, ceterum dentata (dentibus circ. 1 mm altis et 3—5 mm distantibus, glanduloso-apiculatis), novella minute puberula, mox glabra, 10—14 cm longa, 2,5—4 cm lata; nervus medius subtus prominens, reticulum venularum densissimum, pellucidum, utrinque planum. Inflorescentiae in ramis terminales, corymbosae, densae, subplanae vel paulo convexae, ad 1,5 dm diam.; ramuli laxe pubescentes, glabrescentes, bracteis magnis foliaceis ovato-lanceolatis integris plus minus amplexicaulibus 1—5 cm longis vel longioribus sustenti; pedunculi capitulorum tenues, stricti, 0,5—1 cm longi. Capitula numerosissima, cum floribus 8—9 mm alta et lata; involucri foliola subaequilonga, lineari-lanceolata, apice sensim longeque attenuata, acuta, membranacea, glabra, nervo plus minus aurantiaco percursa, 7—8 mm longa, 0,75—1 mm lata. Flores flavi, radii ♀ numerosi; corollae tubus anguste cylindricus, puberulus, circ. 4 mm longus; ligula apice minute bi- vel tridentata, oblonga (tubo paulo latior), circ. 2 mm longa, pistillum paulo superans, ad basin lobis 1—2 minutis instructa. Flores disci numerosi; corolla circ. 6,5 mm longa. Achaenia (vix matura) applanata, oblonga, basin versus magis angustata, puberula, 1,75 mm longa, 0,75 mm lata; pappus circ. 4 mm longus.

Mt. Kenia: Westseite in der oberen Bambusregion, Bachufer am Rande von Bambusdickichten, ca. 2800 m ü. d. M. (blühend Anfang Febr. 1922. — ROB. E. und TH. C. E. FRIES n. 1332). — Typus in herb. Upsal.

Die Art kam spärlich in der oberen Bambusregion vor, fiel aber auf durch ihre Grösse und Blütenreichtum. Die Baumkrone war ziemlich reich verzweigt, und die Blätter waren gegen die Zweigspitzen hin gesammelt. Die anfangs auf- und auswärts gerichteten Blätter wenden sich später nach unten und hängen nach dem Absterben noch lange unterhalb der frischen Blätter.

Nidorella arborea steht zweifellos *vernonioides* Sch. Bip. und der folgenden Art *(inuloides)* nahe. Von beiden unterscheidet sie sich durch ihre nackten Blätter und Zweige und durch die im Verhältnis zur Länge etwas breiteren Blätter; von der erstgenannten Art durch den Besitz grosser, blattähnlicher Brakteen in den Blütenständen. Möglicherweise haben wir es hier mit einer auf dem Kenia entstandenen und für diesen Berg bezeichnenden Form des Typus *inuloides* zu tun.

Nidorella inuloides (O. Hoffm.) R. E. Fr. nov. comb. Syn.: *Psiadia inuloides* O. Hoffm. in Engl. Jahrb. 20 p. 223 (1894). — Mt. Aberdare: Westabhang, Lichtung im montanen Wald in der Nähe von Forest Station (blühend 3. IV. 1922. — ROB. E. und TH. C. E. FRIES n. 2750).

Verbreitung: Die Art ist bisher nur vom Kilimandscharo angegeben worden. Von den dortigen Exemplaren weicht das Aberdare-Material ab durch fein, aber deutlich gesägte Blätter, die nicht nur »calloso-denticulata» sind. Da jedoch die Übereinstimmung im übrigen nichts zu wünschen übrig lässt, scheint es mir am zweckmässigsten, den Aberdare-Typus dessenungeachtet bis auf weiteres zu *inuloides* zu rechnen. Die Art steht *Nidorella vernonioides* sehr nahe und muss aus *Psiadia* in das Genus *Nidorella* übergeführt werden.

Nidorella aberdarica R. E. Fr. n. sp. — Caulis parce ramosus, ad 2—3 m altus, apicem versus dense foliatus et 6—7 mm crassus, pilis albidis longis dense lanato-jubatus; internodia brevissima. Folia rigide membranacea, obscure viridia, subtus pallidiora, vetustiora reflexa pendula, lanceolata vel anguste lanceolata, sessilia, basi lata caulem paulo amplectentia, apice acuta et apiculata, tertia parte inferiore integra excepta dentata (dentibus circ. 5 mm latis et 0,5—1,5 mm altis, acute apiculatis), supra persistenter denseque scabrido-pubescens, subtus praecipue in nervis longius cinereo-tomentosa, circ. 10 cm longa et 1,8—2,2 cm lata. Inflorescentia terminalis, subsessilis, densissime corymbosa, convexa, circ. 1 dm diam.; rami dense cinereo-pubescentes, bracteis anguste lanceolatis integris ad 3 cm longis et sursum minoribus sustenti; pedunculi capitulorum ad 0,5 cm longi, pubescentes; involucri foliola acuta, exteriora lanceolata et extus pubescentia, 3 mm longa et 1 mm lata, interiora linearilanceolata subglabra, scariosa et nervo viridi percursa, 5 mm longa et 0,75 mm lata. Flores radii ♀ numerosi; corolla anguste tubulosa, 3—3,5 mm longa; ligula circ. 1 mm longa, erecta, apice bifida, tubo corollae subaequilata vel parum latior; pistillum corollam circ. 1 mm superans. Flores disci ♀ circ. 5; corolla puberula, 5 mm longa. Achaenia paulo applanata, breviter hirsuta, oblanceolata, 1,75 mm longa, $^3/_5$ mm lata; pappus circ. 4 mm longus.

Mt. Aberdare: Westabhang, Lichtung in dem montanen Wald in der Nähe der Forest Station (blühend und fruchtend 3. IV. 1922. — Rob. E. und Th. C. E. Fries n. 2750 *a*). Typus in herb. Upsal.

Die lange, dichte, weisse, plüschartige Behaarung der Stengel ist für die Art in erster Linie bezeichnend, die ferner ausgezeichnet ist durch nur wenige (etwa 5) Zwitterblüten in den Blütenköpfchen und durch die kurze Ligula der weiblichen Blüten.

Conyza Hochstetteri Sch. Bip.; Oliv. & Hiern in Oliv. Fl. trop. Afr. III p. 312 (1877). — Kenia Colony: Nieri auf trockener Steppe, ca. 1700 m ü. d. M. (blühend und fruchtend 18. XII. 1921. — Rob. E. und Th. C. E. Fries n. 60). — Mt. Kenia: Westseite bei Coles Mill, Grassteppe am Fuss des Gebirges, ca. 2000 m ü. d. M. (mit Blüten und Früchten 17. I. 1922. — n. 1002).

Verbreitung: Abessinien bis zu dem Kilimandscharo und Usambara; Sokotra.

Conyza Steudelii Sch. Bip.; Oliv. & Hiern l. c. p. 313 (1877). — Mt. Kenia: Westseite bei Forest Station, auf der »Compositen-Steppe» in der

montanen Waldregion, 2300 m ü. d. M. (blühend 28. XII. 1921. — Rob. E. und Th. C. E. Fries n. 442). Strauch 1 m hoch; Blüten weissgelb.

Verbreitung: Abessinien bis zu dem Kilimandscharo, Usambara, Uluguru und der zentralafrikanischen Gebirgsgegend; in einer etwas abweichenden Form (geschiedene Art?) auf dem Gross-Kamerunberg (Mildbraed n. 3360).

Conyza Volkensii O. Hoffm. in Engl. Jahrb. 20 p. 224 (1894). — Mt. Kenia: Nordostseite bei Meru auf trockenem Hügel (fruchttragend 21. II. 1922. — Rob. E. und Th. C. E. Fries n. 1806 *a*).

Verbreitung: nur vom Kilimandscharo (Endlicher, Volkens) angegeben; ausserdem von Fischer in Ostafrika ohne nähere Fundortangabe gesammelt.

Conyza aegyptiaca (L.) Ait. var. **lineariloba** (DC.) O. Hoffm. in Engl. Pfl.-Welt Ost-Afrikas C p. 407 (1895). — Mt. Kenia: Ostseite zwischen Kaseri und Churi (fruchtend 23. II. 1922. — Rob. E. und Th. C. E. Fries n. 1855).

Verbreitung: Tropen der Alten und Neuen Welt.

Conyza variegata Sch. Bip.; Oliv. & Hiern l. c. p. 315 (1877). — Mt. Aberdare: der steile Westabhang in der Waldregion auf nacktem Boden am Wege (blühend 16. III. 1922. — Rob. E. und Th. C. E. Fries n. 2532 *a*); auf der Kinangop-Plateau am Fuss des Aberdare-Berges, auf nacktem Boden (mit Blüten und Früchten 16. III. 1922. — n. 2532).

Verbreitung: bisher von Abessinien bekannt. Die von Kamerun angegebenen Exemplare gehören meines Erachtens nicht zu dieser Art.

Conyza subscaposa O. Hoffm. in Engl. Jahrb. 20 p. 225 (1894). — Mt. Kenia: Westseite, Steppe bei Forest Station 2300 m ü. d. M. (blühend und fruchtend 26. XII. 1921. — Rob. E. und Th. C. E. Fries n. 363). Ostseite bei Iraru (mit Früchten 24. II. 1922. — n. 1924). — Mt. Aberdare: Ostseite vom Sattima auf der Hochebene, Bachufer, ca. 2800 m ü. d. M. (blühend 15. III. 1922. — n. 2653). — Mt. Elgon: im Regenwald, ca. 3000 m ü. d. M. (blühend 13. VI. 1920. — G. Lindblom).

Verbreitung: Usambara, Kilimandscharo, die Kiwu-Vulkane, Gross-Kamerunberg. — Die Exemplare weichen recht sehr von einander ab; möglicherweise besteht *subscaposa* eigentlich aus wenigstens ein paar Arten.

Conyza Theodori R. E. Fr. n. sp. (Taf. 1, Fig. 1). — Herba perennis; caules e rhizomate gracili nonnulli exeuntes, usque ad 7 dm alti, simplices vel rarius laxe ramosi, flaccidi, molliter pilosi, basin versus glabri; internodia 1—2 cm longa, sursum longiora. Folia tenuiter membranacea, utrinque viridia et molliter pilosa; inferiora elliptica, petiolata, apice rotundata et apiculata, mox emarcida; intermedia anguste oblonga, acutiuscula vel obtusa et apiculata, basin amplexicaulem versus non vel (in foliis inferioribus) plus minus angustata, sessilia, sursum dentibus paucis minutis instructa vel (in foliis supremis) integra, 4—10 cm longa, 8—15 mm lata; nervus medius subtus elevatus, secundarii et reticulum venularum subplani. Inflorescentiae in caulibus terminales, primo

densae, demum laxae, pauci- (ad 8-)capitulatae; pedunculi capitulorum flaccidi, dense cinereo-pilosi, demum ad 2—3 cm longi. Capitula floribus inclusis 0,8—1 cm alta et 1,5 cm diam.; involucri foliola pauciseriata, acuta; exteriora lanceolata, obscure purpurea (rarius viridia) et albopilosa, margine rubra scariosa glabra cincta, 4—6 mm longa, 1—1,5 mm lata; intima lanceolato-oblonga, magis scariosa et subglabra, albido-viridia sed apicem versus rubescentia, 7,5—8 mm longa, 1,5—2 mm lata. Corolla florum ♀ 2—2 1/8 mm longa, pistillo duplo brevior, florum ♂ 3,5—4 mm longa. Achaenia pallida, glabra, applanata, 1,5—1,75 mm longa, sursum 2/8 mm lata et basin versus angustata, pappo 4.5—5,5 mm longo coronata.

Mt. Kenia: Westseite in der unteren Bambusregion, Bachufer auf feuchter Stelle, ca. 2500 m ü. d. M. (blühend und fruchtend 27. I. 1922. — ROB. E. und TH. C. E. FRIES n. 1209); ibid., obere Bambusregion an einem Bach, ca. 2800 m ü. d. M. (mit Blüten und Früchten 30. I. 1922. — n. 1209 *a*). — Mt. Aberdare: Ostseite in der oberen Bambusregion auf feuchtem Boden unter *Helichrysum ellipticifolium* wachsend (blühend 31. III. 1922. — n. 2557); Ostseite des Sattima-Gipfels, *Hagenia*-Region im Sumpf (*Senecio brassicaeformis*-Assoziation), ca. 3000 m ü. d. M. (blühend 21. III. 1922. — n. 2458). Typus speciei: n. 1209 in herb. Upsal.

Nach vielem Bedenken erst habe ich mich entschlossen, diese Art aufzustellen, die zweifellos *Conyza Clarenceana* (Hook. f.) Oliv. & Hiern sehr nahe steht. Von beiden Exemplaren dieser Art, die ich im Berliner Herbarium zu sehen Gelegenheit hatte (MANN n. 599 und MILDBRAED n. 7158), unterscheidet sich die neue Art durch dünnere Blätter mit weniger erhabenen Nerven, durch weichere Behaarung der Blätter und durch grössere Blütenköpfchen. Da *Clarenceana* nur von Fernando Po bekannt ist und nicht von den dazwischenliegenden Gebirgen, wäre ihr Auftreten so weit östlich sehr merkwürdig. Das Kenia- und Aberdare-Material ist im grossen und ganzen gleichartig; es scheint jedoch, nach den spärlichen, auf dem Aberdare gesammelten Exemplaren zu urteilen, als ob die Stiele der Blütenköpfchen sich während des Blühens hier nicht verlängerten, was für die Exemplare vom Kenia bezeichnend ist.

Conyza rubricaulis R. E. Fr. n. sp. — Herba perennis, basi ramosa; caules solitarii vel pauci, erecti, glabri et sursum puberuli, purpurei, 50—70 cm alti; internodia basin caulis versus brevia, intermedia circ. 2—3 cm longa, superiora longiora. Folia membranacea, utrinque viridia, glabra vel praesertim marginem versus minute breviterque setoso-scabra; folia inferiora 5—10 cm longa et 0,8—1,5 cm lata, anguste oblonga, apice rotundata et minute apiculata, basin versus in petiolum alatum et caulem amplectentem sensim angustata, margine laxe denticulata; folia caulina intermedia e basi lata amplexicauli subaequilata linearia, integra, acuta, ad 10 cm longa et circ. 0,8 cm lata; folia suprema decrescentia, e basi lata in apicem longum sensim angustata. Inflorescentia terminalis, densa, globoso-ovoidea, 3—5 cm longa, 2—4 cm lata, fructifera laxior. Capitula subglobosa, floribus inclusis circ. 8 mm alta, 10—12 mm diam., pedunculis gracilibus cinereo-puberulis 1 cm longis vel brevioribus, in capitulis fructiferis paulo excrescentibus; involucri foliola margine lata roseo-purpureo-scariosa glabra ornata, medio minute sericea, ovata, acutiuscula, exteriora

circ. 3 mm longa et 1,5 mm lata, interiora sensim majora, intima hyalina apiceque purpurascentia, lineari-oblonga, 6 mm longa et 1—1,25 mm lata. Florum ♀ numerosorum corolla angustissime tubulosa, 2—2,5 mm longa, pistillo duplo brevior; florum ♂ corolla circ. 4 mm longa. Achaenia applanata, pallida, anguste obovata, 1,25 mm longa et 0,5 mm lata, minute pilosa.

Mt. Kenia: Westseite bei Forest Station in einer Bachfurche auf ziemlich feuchtem Boden 2300 m ü. d. M. (blühend und fruchtend 26. XII. 1921. — Rob. E. und Th. C. E. Fries n. 375). Typus in herb. Upsal.

Die Art schliesst sich am nächsten der *Conyza Gouanii* (L.) Willd. an, unterscheidet sich jedoch von dieser durch die hohe, steif aufrechte und rotgefärbte Sprossachse, lebhaft rote Hüllschuppen und fein behaarte Früchte.

Conyza tigrensis Oliv. & Hiern l. c. p. 316 (1877). — Kenia Colony: Gwonongween bei der Eisenbahnstation Lumbwa, ca. 2000 m ü. d. M. (blühend und fruchtend 19. IV. 1922. — Rob. E. und Th. C. E. Fries n. 2819).

Verbreitung: inneres tropisches Ostafrika von Abessinien bis nach dem Nyassaland, westlich nach dem Kiwuvulkangebiet.

Conyza pallidiflora R. E. Fr. n. sp. — Herba perennis, ramosa, erecta, 1—1,8 m alta; caulis glaber, striatus, viridi-rubescens, dense foliosus. Folia (exsiccata) rigide membranacea, utrinque viridia, anguste lanceolata, ad basin sessilem latam et apicem acutum apiculatum versus angustata, margine dentibus minutis sublaxis apiculatis instructa, glabra, ad marginem brevissime setosa-scabra, 8—17 cm longa, 1—2(—3) cm lata. Inflorescentiae terminales, paniculato-corymbosae, compositae, multicapitulatae, ad 15 cm diam.; pedicelli graciles, minute puberuli, 3—10 mm longi; capitula campanulato-globosa, floribus inclusis 6—7 mm alta et 8—10 mm lata; involucri foliola membranacea, pallida, alboviridia, nervo viridi obscuriore percursa, glabra, obtusa, margine lata scariosa cincta; exteriora oblonga, circ. 2,5 mm longa et 1 mm lata, media sensim longiora ovata ad 2 mm lata, intima ovato-oblonga, 5 mm longa, 1,5—1,75 mm lata. Flores ♀ numerosi, corolla 2—2,5 mm longa, tubulosa, pistillo multo brevior; corolla florum ♂ 4—4,5 mm longa, flavida. Achaenia pallida, applanata, obovata, minutissime (sub lente vallido modo conspicue) pilosa, 1 mm longa, 0,6 mm lata; pappus 4 mm longus.

Mt. Kenia: Westseite bei Forest Station 2 300 m ü. d. M., teils auf »Compositen-Steppe» (28. XII. 1921. — Rob. E. und Th. C. E. Fries n. 454), teils in Sumpf (*Cyperus nigricans*-Assoziation) auf feuchtem Boden (21. I. 1922. — n. 1165). Typus speciei: n. 1165 in herb. Upsal.

Die Art steht *Conyza Newii* Oliv. & Hiern nahe, ist aber eine Staude mit kahlen, mehr weniger rötlichen Sprossachsen, reichköpfigen Infloreszensen, blass gefärbten Blüten und zahlreichen, mehrreihigen weiblichen Blüten in den Köpfchen.

Conyza Newii Oliv. & Hiern l. c. p. 317 (1877). — Mt. Kenia: Westseite bei Forest Station im montanen Regenwald, Lichtung 2300 m ü. d. M. (blühend und fruchtend 28. XII. 1921. — Rob. E. und Th. C. E. Fries n. 415). — Mt. Aberdare: Escarpment des Kinangop-Plateaus am Westfuss des Berges (blühend 17. III. 1922. — n. 2511).

Verbreitung: von dem Kilimandscharo, Usambara, Uluguru, Ruwenzori und den Kiwu-Vulkanen schon bekannt.

Bei Forest Station (West-Kenia) wurde ein Typus (n. 960) eingesammelt, der zwar *Newii* nahe steht, aber durch dünnere Zweige und weniger behaarte Sprosse und besonders durch glänzende, mehr abgestutzte Hüllblätter abweicht. Möglicherweise liegt hier eine besondere Art vor, vielleicht nur eine Varietät der variierenden *Newii*.

Conyza neglecta R. E. Fr. n. sp. — Circ. 1 m alta, frutescens; rami setoso-pilosi, piliis patentibus circ. 1 mm longis basi incrassatis; internodia 0,5—1,5 cm longa. Folia membranacea, e basi lata et auriculato-amplexicauli paulo contracta et iterum in laminam lanceolatam acutam dentatam dilatata, primo praesertim in nervis et ad marginem setosa, demum glabra vel margine breviter setoso-scabra, 4—7 cm longa, 1—1,8 cm lata; nervi validiores subtus elevati, reticulum subdensum pellucidum. Inflorescentiae in ramis terminales vel ex axillis foliorum superiorum exeuntes, circ. 5 cm longe pedunculatae, subglobosae, densae, circ. 5 cm diam.; pedunculi capitulorum graciles minute tomentelli et insuper pilosi, circ. 1 cm longi. Capitula numerosa, floribus inclusis 6 mm alta, 10—12 mm diam.; involucri foliola pauciseriata, glabra, medio viridia et nervosa, margine late scariosa, apice rotundata, exteriora rotundato-obovata apiceque erosa 2—3 mm longa et circ. 2 mm lata, interiora sensim longiora, intima oblonga, 4,5 mm longa, 1,25—1,5 mm lata. Florum ♀ numerosorum corolla 2 mm longa, pistillo fere duplo brevior; flores ♂ pauci, corolla 3,3 mm longa. Achaenia pallida, applanata, anguste obovata, basi acuta, pilosula, 1—1,25 mm longa et 0,5 mm lata.

Mt. Aberdare: Ostabhang, obere Bambusregion in niedrigem Gebüsch, ca. 2800 m ü. d. M. (blühend und fruchtend 13. III. 1922. — ROB. E. und TH. C. E. FRIES n. 2270). Typus in herb. Upsal.

Die Art ist bisher übersehen und mit anderen der Gattung *Conyza* verwechselt worden. Mit dem oben beschriebenen Aberdare-Material stimmen nämlich völlig überein Exemplare, die von MILDBRAED im zentralafrikanischen Vulkangebiet gesammelt wurden auf dem Sabyino-Kahinga-Sattel am Rande des Bambuswaldes 2500 m ü. d. M. (n. 1738). Von MUSCHLER wurden sie zu *Conyza Hochstetteri* Sch. Bip. gerechnet. Zu der neuen Art gehört auch SCOTT ELLIOTS n. 7576 aus dem Ruwenzori (im Berliner Herbarium), die im Journ. Linn. Soc. Bot. 35 S. 328 von S. MOORE als *Marsea (Conyza) variegata* (Sch. Bip.) S. Moore angeführt wird. Die Art steht freilich *Newii* nahe, hat aber eine andere Blattform, weniger Zwitterblüten im Blütenköpfchen, breitere und oben mehr abgerundete Hüllschuppen mit breiteren Randmembranen. Im Habitus ähnelt sie einwenig *Steudelii* Sch. Bip., aber unterscheidet sich von dieser sehr durch ihre grösseren Blütenköpfchen und breiteren, abgerundeten Hüllblättchen.

Conyza auriculifera R. E. Fr. n. sp. — Frutex; ramuli stricti, longe cinereo-pilosi, striati; internodia 0,5—1 cm longa. Folia membranacea, lanceolata, basin et apicem versus aequaliter angustata, basi late sessilia et utrinque auricula semiorbiculari 2—3 mm lata instructa, apice acutissima, margine (ima basi

excepta) grosse serrata, serraturis acutis apiculatis 1—4 mm altis, majoribus denticulo minuto paratis, supra primo in nervis majoribus pilosula, dein omnino glabrescens, subtus nervis validioribus pilosis exceptis glabra, 6—9 cm longa, 1—2,3 cm lata; nervi supra plani, validiores subtus prominuli, reticulum venularum densissimum pellucidum. Inflorescentia terminalis corymbosa, ramo folioso axillari plus minus superata; rami inflorescentiæ erecti, foliis basi rotundatis et amplexicaulibus sustenti; pedunculi capitulorum graciles, hirsuti, 0,5—1 cm longi. Capitula depresso-globosa, 8—9 mm diam.; involucri foliola pauciseriata, subaequilonga, ovata vel rotundato-ovata, obtusa, glabra, nervis flavidis numerosis percursa, scarioso-marginata, ad 4 mm longa et (2—)3 mm lata. Flores ♀ pro rata pauca, corolla 1 mm longa et pistillo duplo brevior; flores ♀ numerosi, corolla infundibuliformis 2,5 mm longa. Achaenia applanata, obovata, minute pilosa, pallida, 1 mm longa, 0,5 mm lata, pappo 2 mm longo coronata.

Mt. Elgon, ca. 2300 m ü. d. M. (blühend und fruchtend 23. V. 1920. — G. LINDBLOM). Typus in herb. Holmiensi.

Die Art steht offenbar *Conyza Newii* Oliv. & Hiern nahe, ist aber charakterisiert durch die gut ausgebildeten Nebenblätter an der Blattbasis, die scharfe und tiefe Zähnelung der Blattspreite mit Andeutung doppelter Zähnelung und durch breitere Hüllkelchschuppen.

Conyza pyrrhopappa Sch. Bip.; Oliv. & Hiern l. c. p. 318 (1877). — Kenia Colony: Nieri auf trockenen Hügeln ca. 1700 m ü. d. M. (blühend und fruchtend 19. XII. 1921. — ROB. E. und Th. C. E. FRIES n. 148).

Verbreitung: Tropisches Ostafrika von Abessinien südwärts nach dem Nyassaland.

Conyza ruwenzoriensis (S. Moore) R. E. Fr. in Wissensch. Ergebn. d. schwed. Rhodesia-Kongo-Exped. 1911—12. Bd. I p. 331 (1916). Syn.: *Marsea ruwenzoriensis* S. Moore in Journ. Linn. Soc. Bot. 35 p. 327 (1902). — Mt. Kenia: Westseite bei Forest Station auf Grassteppen in der Waldregion 2300 m ü. d. M. (blühend 25. XII. 1921. — ROB. E. und TH. C. E. FRIES n. 312; bis 1,5 m hoher Strauch mit gelblichen Blüten); obere Bambusregion auf offener grasiger Stelle im Bambuswald, ca. 2800 m ü. d. M. (mit Blüten 1. II. 1922. — n. 1349). — Mt. Aberdare: auf der grasigen Hochebene unweit des Sattima, ca. 3000 m ü. d. M. (blühend 13. III. 1922. — n. 2615). — Mt. Elgon: ca. 4000 m ü. d. M. (mit Blüten 12. VI. 1920. — G. LINDBLOM); ibid. (1920. — H. GRANVIK). — Taf. 3, Fig. 2.

Verbreitung: Die Art ist bisher vom Ruwenzori und von den Kiwu-Vulkanen (Ninagongo) bekannt.

Das vorliegende Material ist nicht einheitlich, sondern weist hinsichtlich der Behaarung und der Grösse der Blüten verschiedene Typen auf. Eine nähere Besprechung der Werte dieser soll eine künftige Monographie der Gattung bringen.

Conyza Schimperi Sch. Bip. ex A. Rich. Fl. Abyssin. I p. 386 (1847). Syn.: *Erigeron Schimperi* Sch. Bip. in Schweinf. Beitr. z. Fl. Aethiop. p. 147

(1867); *Conyza stricta* Willd.; Oliv. & Hiern l. c. p. 318 (1877) p. p. — Abessinien: Adoa am Bergfuss und an den Abhängen (30. V. 1837. — SCHIMPER n. 121); Debr Eski an unkultivierten Orten, 3000 m ü. d. M. (1. XI. 1850. — SCHIMPER). — Eritrea: in der Nähe von Acrour 1900 m ü. d. M. (8. III. 1892. — SCHWEINFURTH und RIVA n. 1052).

Von *Conyza stricta* Willd. durch strauchartigen Wuchs und gefiederte Blätter mit gleichbreiten, auswärtsgerichteten Lappen verschieden. Pappus 2—2,5 mm lang; die Krone der ♀ Blüten ist 2—2,5 mm lang.

subsp. **longepapposa** R. E. Fr. nov. subsp. (Taf. 3, Fig. 1). — Frutex erectus, ramosus, 0,5—1 m altus, ramis striatis lignosis, molliter denseque cinereo-hirsutis. Folia pinnatifida, jugis 2 (1—3), lobis linearibus aequilatis apice mucronatis, ad 8 mm longis et 1—1,5 mm latis, marginibus revolutis. Capitula majora, pappus 4—4,5 mm longus, flores ♀ 3,5—4 mm longi.

Kenia Colony: Steppe bei Nieri, ca. 1700 m ü. d. M. (blühend und fruchtend 18. XII. 1921. — ROB. E. und TH. C. E. FRIES n. 57). Lamuru (Limoru?), buschiges Hochland, ca. 3000 m Seehöhe (27. VI. 1909. — SCHEFFLER n. 241). — Mt. Kenia: Westseite bei Forest Station, Steppe, 2300 m ü. d. M.; Blüten gelb (blühend 26. XII. 1921. — n. 343). — Kiwu-Vulkangebiet: Ninagongo ca. 2000 m ü. d. M. (21. XII. 1911. — ROB. E. FRIES n. 1589). — Typus subspeciei: ROB. E. und TH. C. E. FRIES n. 57 in Herb. Upsal.

Durch die auffallend grösseren Blütenköpfchen und vor allem durch den längeren Pappus weicht dieser Typus von der typischen *Schimperi* ab. Er scheint eine südlichere Verbreitung als diese zu haben und sie, nach dem mir zugänglichen Materiale zu urteilen, in diesem südlicheren Gebiete zu vertreten. Auf den Grassteppen nahe bei der West Kenia Forest Station kam dieser Typus zusammen mit *Conyza ruwenzoriensis* vor. Dort wurde auch ein Hybrid zwischen diesen beiden Arten gesammelt:

Conyza ruwenzoriensis (S. Moore) R. E. Fr. × **C. Schimperi** Sch. Bip. subsp. **longepapposa** R. E. Fr. hybr. nov. (Taf. 3, Fig. 3). — Frutex metralis, erectus, ramosus, ramis strictis erecto-patentibus, molliter denseque cinereo-hirsutis. Folia sessilia, lineari-oblonga, e basi amplectente et auriculata apicem versus fere aequilata, 1,5—3 cm longa, 1—3 mm lata, folia superiora saepe integra, cetera utrinque lobula uno (rarius 2 vel 3) triangulari ($^1/_2$—) 1—2 mm longo patente instructa. Involucrum circ. 3,5—4 mm longum, pappus circ. 4 mm longus; corolla florum ♀ 3,5 mm longa; pollen sterilis.

Mt. Kenia: Westseite bei Forest Station auf Grassteppen 2300 m ü. d. M. (26. XII. 1921. — ROB. E. und TH. C. E. FRIES n. 343 *a*).

Dieser, wie mir scheint, sichere Hybrid zwischen den zwei strauchartigen *Conyza*-Arten der Steppe nimmt eine ziemlich intermediäre Stellung zwischen ihnen ein. Vielleicht nähert er sich mehr *ruwenzoriensis,* mit der er hinsichtlich der breiten, stengelumfassenden und ohrenförmig erweiterten Blattbasis übereinstimmt. Die Blattform selbst ist ganz intermediär mit kürzeren, dreieckigen Lappen anstelle der gleichmässig breiten bei *Schimperi.* In der weicheren Behaarung des Stengels gleicht er *Schimperi* subsp. *longepapposa* und ebenso in der spärlichen Behaarung der Unterseite der Blätter. Eine Untersuchung des Pollens zeigte, dass er bei beiden Eltern völlig tauglich war, während in

den Blüten des Hybrids, die untersucht wurden, alle Pollenkörner mehr oder weniger untauglich, inhaltlich leer waren und in Tetraden zusammenhingen. Ausserdem klebten sie oft in unregelmässigen Klumpen zusammen. Kaum ein einziges Pollenkorn konnte als tauglich bezeichnet werden, während dagegen bei beiden Eltern das Verhältnis genau das umgekehrte war. Nur einige Blütenköpfchen befanden sich im Fruchtstadium, während die Blüten noch daran waren. Diese Früchte aber waren durchweg leer und untauglich.

Conyza stricta Willd.; Oliv & Hiern l. c. p. 318 (1877), pro parte. — Kenia Colony: Nieri (blühend 18. XII. 1921. — ROB. E. und TH. C. E. FRIES n. 58). — Mt. Kenia: Nordostseite am Liki river (mit Früchten 11. II. 1922. — n. 1470). — Mt. Elgon: grasbedeckter Bergabhang ca. 2100 m ü. d. M. (blühend 25. V. 1920. — G. LINDBLOM).

Verbreitung: tropisches Afrika und Ostindien.

Die Exemplare stimmen vorzüglich mit SCHIMPERS n. 1104 überein, die als *Conyza macrorrhiza* Sch. Bip. und *Conyza Schultzei* Hochst. bezeichnet worden sind. Unter dem erstgennanten Namen hat A. RICHARD (Fl. Abyssin. I. S. 387. 1847) sie beschrieben. Die in OLIVER, Fl. trop. Afr. III S. 319 mit *stricta* zusammengezogene *Conyza Schimperi* Sch. Bip. ist eine ganz selbständige Art (s. oben).

Brachylaena Hutchinsii Hutchinson in Kew Bull. 1910 p. 126. — Kenia Colony: Nieri Forest, ca. 1700 m ü. d. M. (mit Blütenknospen 21. XII. 1921. — ROB. E. und TH. C. E. FRIES n. 224).

Verbreitung: die Art ist von Nairobi in der Kenia Colony beschrieben. Nach BATTISCOMBE (A descriptive Catalogue of some of the Common Trees and Woody Plants of Kenya Colony p. 110. 1926) kommt sie von der Küste westwärts bis zu dem Rift Valley vor.

Tarchonanthus camphoratus L. Sp. pl. p. 842 (1753). — Mt. Kenia: Westseite in der Nähe von Forest Station, Region des montanen Regenwaldes in Gebüsch offener Gelände, ca. 2200 m ü. d. M. (blühend und fruchtend 1. I. 1912. — ROB. E. und TH. C. E. FRIES n. 657). — Kenia Colony: Naivasha, auf der Steppe, 5—6 m hoher Baum (blühend 4. IV. 1922. — n. 2791).

Verbreitung: tropisches und südliches Afrika; Arabien.

Blumea lacera DC. Prodr. V p. 436 (1836). — Kenia Colony: Nieri auf feuchtem Boden, ca. 1700 m ü. d. M. (blühend 5. III. 1922. — ROB. E. und TH. C. E. FRIES n. 2162); Gwonongween bei der Eisenbahnstation Lumbwa (blühend 21. IV. 1922. — n. 2839). — Mt. Elgon: Kitosh, Bachufer (G. LINDBLOM).

Verbreitung: Tropen der Alten Welt.

Laggera pterodonta Sch. Bip.; Oliv. & Hiern in Oliv. Fl. trop. Afr. III p. 324 (1877). — Mt. Kenia: Nordostseite in montanem Regenwald bei Meru (blühend Mitte Febr. 1922. — ROB. E. und TH. C. E. FRIES n. 1672).

Verbreitung: tropisches und südliches Afrika; Madagascar; Ostindien.

Laggera alata (DC.) Sch. Bip. ex Oliv. in Trans. Linn. Soc. 29 p. 94 (1873). — Kenia Colony: Niere auf trockenen Hügeln, ca. 1700 m ü. d. M. (blühend 19. XII. 1921. — Rob. E. und Th. C. E. Fries n. 147). — Mt. Kenia: Westseite zwischen Coles Mill und Forest Station auf der Steppe, ca. 2100 m ü. d. M. (blühend 20. I. 1922. — n. 1138). Blüten rotviolett.

Verbreitung: tropisches und südliches Afrika, Comoren, Madagascar und trop. Asien.

var. **natalensis** (DC.). — Syn.: *Blumea alata* DC. var. *natalensis* DC. Prodr. V p. 448 (1836). — Kenia Colony: Nieri auf trockenen Hügel, $^2/_3$ m hoch, ca. 1700 m ü. d. M. (blühend 19. XII. 1921. — n. 142).

Das etwas unvollständige Exemplar ähnelt am meisten dieser aus Natal beschriebenen Varietät, hat aber breitere, zurückgeschlagene Spitzen der Hüllblätter; möglicherweise eine selbständige Art.

Laggera elatior R. E. Fr. n. sp. — Herba erecta ad 2 m alta, caule lanuginoso alis integris vel minute undulatis 1—3 mm latis instructo. Folia numerosa, densa, oblonga, paulo supra basem latam sessilem latissima et apicem acutum versus sensim angustata, margine dense serrata, serraturis vix 1 mm altis, supra scabra subtusque cinereo-lanuginosa, ad 10 cm longa et 2,5 cm lata; reticulum venularum densum, supra impressum, subtus prominens. Capitula numerosa subglobosa, in paniculam terminalem foliosam elatam collocata, plus minus cernua; pedunculi graciles, exalati, cinereo-tomentosi, 1—2,5 cm longi; involucrum late campanulatum, expansum circ. 2 cm diam.; foliola numerosissima, exteriora brevia (2—3 mm longa), rubescentia et cinereo-tomentella, linearia, subulata, acutissima, adpressa vel leviter patentia, interiora sensim longiora, intima glabra, scariosa et pallide viridia, 7—8 mm longa, e basi circ. 0,5 mm lata sensim longeque angustata, acutissima, patentia, demum recurvata; receptaculam fere 1 cm diam., parum convexum; flores ♀ numerosissimi, corolla filiformis 5 mm longa, achaenia (vix matura) pilosa 1,5 mm longa; flores ♂ numerosa, corolla circ. 5,5 mm longa, anguste cylindrica, sursum sensim ampliata, apice rubroviolacea et 5-dentata (dentibus circ. 0,5 mm longis).

Mt. Kenia: Westseite bei Forest Station auf »Compositensteppe» in der montanen Waldregion, ca. 2300 m ü. d. M. (blühend 28. XII. 1921. — Rob. E. und Th. C. E. Fries n. 425). — Typus speciei in Herb. Upsal.

Die Art steht *L. alata* am nächsten, unterscheidet sich aber leicht durch die bedeutend grösseren Blütenköpfchen und die äusserst zahlreichen pfriemenförmigen Hüllschuppen. Zu dieser Art ist ferner auch noch ein Exemplar zu zählen (n. 2237), das auf dem Mt. Aberdare auf der Ostseite am Waldrande etwa 2200 m ü. d. M. gesammelt worden ist und im Aussehen der Blütenköpfchen mit dem hier beschriebenen Kenia-Material übereinstimmt, dessen Blätter jedoch dünner sind (Schattenform?) und etwas grösser mit wenig hervortretendem Nervennetz.

Sphaeranthus suaveolens DC. Prodr. V p. 370 (1836); Robyns, Revision of the genus *Sphaeranthus* in Kew Bull. 1924 p. 188. — Kenia Colony: Nieri auf feuchtem Boden (Rob. E. und Th. C. E. Fries n. 93 und 2161). —

Mt. Kenia: Westseite, bei Coles Mill, feuchte Stelle auf der Steppe ca. 2000 m ü. d. M. (blühend 18. I. 1922. — n. 1078); bei Forest Station, 2300 m ü. d. M. (blühend 26. XII. 1921. — n. 320). Nordostseite, bei Meru (blühend und fruchtend 21. II. 1922. — n. 1799).

Verbreitung: Ostafrika von Egypten bis nach dem Nyassaland.

Die Art wird hier in dem weiteren Umfang, wie ihn ROBYNS (l. c.) angibt, aufgefasst. Die oben erwähnten Nummern 93 und 1799 weichen recht stark ab; sie stimmen mit SCHIMPERS n. 219 überein, die von STEETZ (in PETERS Mossamb. Bot. S. 411) als *abyssinicus* beschrieben worden ist.

Sphaeranthus Steetzii Oliv. & Hiern in Oliv. Fl. trop. Afr. III p. 334 (1877); Robyns l. c. p. 190. — Mt. Kenia: Nordwestseite in der Nähe vom Rongai river auf trockenem Boden ca. 2000 m ü. d. M. (blühend 12. I. 1922. — ROB. E. und TH. C. E. FRIES n. 871). — Blüten rotviolett.

Verbreitung: bisher nur aus dem Sudan und aus Abessinien angegeben.

Gnaphalium luteoalbum L.; Oliv. & Hiern l. c. p. 343 (1877). — Kenia Colony: Nieri, auf feuchtem Grasboden ca. 1700 m ü. d. M. (18. XII. 1921. — ROB. E. und TH. C. E. FRIES n. 70). — Mt. Kenia: Westseite bei Coles Mill, auf der Steppe und am Wege im unteren montanen Regenwald, 2000—2100 m ü. d. M. (blühend und fruchtend Mitte Jan. 1922. — n. 938 und 1076).

Verbreitung: Kosmopolit.

Gnaphalium Steudelii Sch. Bip.; Oliv. & Hiern l. c. p. 343 (1877). — Kenia Colony: Nieri auf Kulturboden ca. 1700 m ü. d. M. (blühend und fruchtend 5. III. 1922. — ROB. E. und TH. C. E. FRIES n. 2148).

Verbreitung: trop. Ostafrika von Abessinien bis zu dem Seengebiet.

Gnaphalium Unionis Sch. Bip.; Oliv. & Hiern l. c. p. 343 (1877). — Mt. Kenia: Westseite, zwischen Nieri und Kenia in der Grassteppe ca. 2000 m ü. d. M. (22. XII. 1921. — ROB. E. und TH. C. E. FRIES n. 272); Forest Station, trockene Stelle auf der Steppe 2300 m ü. d. M. (n. 286) und auf sehr feuchtem Boden an einem Bach, 2350 m ü. d. M. (n. 841). — Mt. Elgon (H. GRANVIK). — Kenia Colony: Gwonongween bei Lumbwa Eisenbahnstation (n. 2838).

Die auf der trockenen Steppe wachsenden Exemplare hatten sehr schmale Blätter (nur 1 mm breit), wogegen die Exemplare, die am Bachufer gesammelt wurden, bis 5 mm breite Blätter trugen.

Verbreitung: trop. Ostafrika von Cordofan und Abessinien nach dem Kilimandscharo-Usambara und dem Seengebiet.

Helichrysum Hochstetteri Hook. f. in Journ. Linn. Soc. VI p. 13 (1862); Moeser in Engl. Jahrb. 44 p. 241 (1910). — Kenia Colony: Nieri auf trockener Grassteppe, ca. 1700 m ü. d. M. (blühend 19. XII. 1921. — ROB. E. und TH. C. E. FRIES n. 152). — Mt. Kenia: Westseite bei Forest Station, Grassteppe 2300 m ü. d. M. (mit Blüten 25. XII. 1921. — n. 310). — Mt. Elgon: in montanem Regenwald 2700 m ü. d. M. (blühend und fruchtend Febr. 1926. H. GRANVIK n. 29, 30, 31).

Verbreitung: Gebirgsgegenden des tropischen Ost- und Westafrika.

Helichrysum Engleri O. Hoffm. in Engl. Jahrb. 20 p. 232 (1894); Moeser l. c. p. 243. — Mt. Aberdare: Ostabhang, Lichtungen in der oberen Bambusregion, ca. 2800 m ü. d. M. (blühend 13. III. 1922. — ROB. E. und TH. C. E. FRIES n. 2276); Sattima in den *Hagenia*- und alpinen Regionen (mit Blüten 19—21. III. 1922. — n. 2545, 2600 und 2676).

Verbreitung: Kilimandscharo. — Diese auf dem Aberdare offenbar gemeine Art (auf dem Kenia nicht angetroffen) trat in den Bambus- und *Hagenia*-Regionen als kletternde Form von höherem Wuchs auf, in der alpinen Region dagegen als ein aufrechter, kleinblättriger Strauch bis 7 dm hoch. Diese Typen sind offenbar nur klimatische Formen.

Helichrysum rosmarinum Mattf. in Engl. Jahrb. 59, Beibl. 133 p. 13 (1924). — Mt. Elgon (1920. — H. GRANVIK).

Verbreitung: Die Art ist nur vom Elgon bekannt, wo sie von DUMMER (n. 3607) gesammelt wurde; mit diesen Exemplaren stimmen die von GRANVIK mitgebrachten gut überein.

Helichrysum Schimperi (Sch. Bip.) Moeser l. c. p. 244. — Mt. Kenia: Westseite bei Forest Station im montanen Wald und am Rande der Steppengebüsche, halb kletternd bis 2—3 m; 2300 m ü. d. M. (blühend Ende Dez. 1921. — Rob. E. und TH. C. E. FRIES n. 394 und 436).

Verbreitung: Gebirgsgegenden des tropischen Ostafrika von Abessinien südwärts bis nach dem Shire-Hochland.

Helichrysum fruticosum (Forsk.) Vatke in Linnaea 39 p. 491 (1875); Moeser l. c. p. 257. — Mt. Kenia: Westseite bei Forest Station auf der Grassteppe in der montanen Waldregion 2300 m ü. d. M. (blühend 25. XII. 1921. — ROB. E. und TH. C. E. FRIES n. 311); untere Bambusregion auf mit Gras bewachsener Lichtung des Bambuswaldes an einem Bach, ca. 2500 m ü. d. M. (blühend 28. I. 1922. — n. 1239). — Mt. Aberdare: Ostabhang, Lichtung in der oberen Bambusregion ca. 2800 m ü. d. M. (fruchtend 13. III. 1922. — n. 2275); am Sattima, Hochsteppe und *Hagenia*-Region ca. 3000 m ü. d. M. (mit Blüten Mitte März 1922. — n. 2454 und 2616); prope Kinangop, 3000—3300 m ü. d. M. (blühend 2. IV. 1922. — n. 2781). — Mt. Elgon: »moorland, crater», ca. 4000 m ü. d. M. (DUMMER n. 3322 in herb. Berol.).

Verbreitung: Gebirge des tropischen Ost- und Westafrika.

var. **compactum** Vatke l. c. — Mt. Kenia: Westseite, obere Bambusregion in Gras ca. 2800 m ü. d. M. (blühend 30. I. 1922. — ROB. E. und TH. C. E. FRIES n. 1294); in der oberen alpinen Region auf winderodierter Fliesserde, ca. 4400 m ü. d. M. (mit Blüten 5. II. 1922. — n. 1412). — Mt. Aberdare: Sattima in der Bambus-, *Hagenia*- und unteren alpinen Region (blühend und fruchtend Mitte März 1922. — n. 2369, 2369 *a*, 2675). — Mt. Elgon: »moorland, crater», 4000 m ü. d. M. (DUMMER n. 3321 in herb. Berol.); Gebirgsabhänge oberhalb der Waldgrenze, 3600—4200 m ü. d. M. (mit Blüten 12. VI. 1920. — G. LINDBLOM).

Verbreitung der Varietät: Abessinien und Kilimandscharo.

Helichrysum nudifolium (L.) Less. var. **leiopodium** (DC.) Moeser l. c. p. 266. — Mt. Kenia: Westseite bei Forest Station auf der Grassteppe 2300 m ü. d. M. (blühend 25. XII. 1921. — ROB. E. und TH. C. E. FRIES n. 317). — Kenia Colony: Gwonongween bei der Eisenbahnstation Lumbwa auf steinigem Boden der *Acacia*-Steppe, ca. 2000 m ü. d. M. (blühend 21. IV. 1922. — n. 2806).

Verbreitung der Varietät: tropisches Ost- und Westafrika; Südafrika.

Helichrysum globosum Sch. Bip. in Bot. Zeit. III p. 174 (1845); A. Rich. Fl. Abyssin. I p. 425 (1847). — Mt. Aberdare: Ostseite vom Sattima auf der Hochsteppe, ca. 3000 m ü. d. M. (blühend und fruchtend 13. III. 1922. — ROB. E. und TH. C. E. FRIES n. 2375).

Verbreitung: in den Gebirgen des tropischen Afrika weit verbreitet.

Helichrysum undatum (Thunb.) Less. Syn. 298 (1832); Moeser l. c. p. 270. — Kenia Colony: Gwonongween bei Lumbwa, *Acacia*-Steppe ca. 2000 m ü. d. M. (blühend 21. IV. 1922. — ROB. E. und TH. C. E. FRIES n. 2809); ibid. (blühend Ende Sept. 1922. — Fräulein CARLBORG n. 34).

Verbreitung: tropisches und südliches Afrika.

Helichrysum maranguense O. Hoffm. in Engl. Pflanz.-Welt Ostafrikas C p. 411 (1895); Moeser l. c. p. 277. — Mt. Aberdare: Ostabhang, in den unteren und oberen Bambusregionen, in Gebüsch kletternd, 2300—2800 m ü. d. M. (blühend und fruchtend 13. III. 1922. — ROB. E. und TH. C. E. FRIES n. 2324).

Verbreitung: Kilimandscharo (VOLKENS n. 1490), Mt. Elgon, Bambusregion 2700 m ü. d. M. (DUMMER n. 3591), Ruwenzori (MILDBRAED n. 2489), Urundi-Randgebirge (H. MEYER n. 1019).

Diese alle gehören wohl zu einer Art, obgleich sie zwei Typen darstellen. Der eine, der in VOLKENS Material (Typexemplar) vertreten ist, hat Blütenstandszweige und jüngere Sprossachsen, die kaum wollig behaart aber mit Drüsenhaaren versehen sind. Bei dem anderen Typus dagegen, zu dem alle übrigen oben angeführten Nummern gehören, darunter auch die vom Aberdare, sind die Achsen des Blütenstandes bedeckt mit Wollhaaren, wogegen die Drüsenhaare fehlen.

Helichrysum panduratum O. Hoffm. in Bull. Herb. Boiss. Sér. II:1 p. 827 (1901); Moeser l. c. p. 312. — Mt. Kenia: Nordostseite bei Meru auf trockenem Hügel (blühend 21. II. 1922. — ROB. E. und TH. C. E. FRIES n. 1807).

Verbreitung: tropisches Ostafrika, Angola; eine Varietät in Transvaal.

Helichrysum acanthophorum R. E. Fr. n. sp. (Taf. 4, Fig. 1). — Frutex 0,5 m altus, dense corymboso-ramosus; ramuli dense albido lanuginosi, spinis axillaribus flavidis glabrescentibus 8—12 mm longis numerosis armati; rami vetustiores lignescentes irregulariter curvati et cortice griseo obtecti. Folia rigida, densa vel (in ramulis sterilibus) densissima, sessilia, subteretia, subtus

marginibus valde revolutis canaliculata, obtusa, albido- vel deinde albido-cinereo-tomentosa, 3—3,5 mm longa, 2/3 mm lata. Capitula terminalia, heterogama; ramuli fertiles foliosi, sursum bracteis in foliola involucri sensim transeuntibus scariosis vestiti; involucrum circ. 1 cm altum et 1,2 cm latum, demum expansum et 1,8 cm diam.; foliola numerosa obtusiuscula, scariosa, alba, glabra, basi flavescentes et extus pilis brevissimis nigris adpressis punctata, extima ovata 2—3 mm longa, interiora sensim longiora lineari-lanceolata, ad 7—9 mm longa, 1,5 (—2) mm lata. Flores ♀ uniseriati; corolla anguste tubulosa, 2,75 mm longa, apice 3-loba. Florum ♂ corolla 2,5—3 mm longa, latius tubulosa, apice 5-loba; lobi florum omnium brevissime nigro-pilosi; antherae 1 mm longae; germen ellipsoideum, puberulum, pappo circ. 3 mm longo coronatum.

Mt. Kenia: Westseite in der unteren alpinen Region auf trockenen Felsen ca. 3500 m ü. d. M. (blühend 2. II. 1922. — Rob. E. und Th. C. E. Fries n. 1382). Typus in herb. Upsal.

Diese bemerkenswerte Art steht der vom Mt. Elgon vor kurzem beschriebenen *armatum* Mattf. (Engl. Jahrb. 59, Beibl. 133, S. 14. 1924) sehr nahe. Sie hat mehr gespreizt abstehende Äste, weisse Wollbehaarung (nicht schmutzgraue und zottige wie bei *armatum*) und gleichmässiger breite, zylindrische Blätter. Ferner ist sie ausgezeichnet durch dem Umstand, dass die Blütenköpfchen tragenden Zweige mit kleinen Brakteen vom Aussehen und von der Konsistenz der Hüllschuppen versehen sind, die nach oben allmählich grösser werden und ohne Grenze in die Hüllschuppen übergehen. Es mag vielleicht auf einem Zufall beruhen, dass bei allen untersuchten weiblichen Blüten der Saum nur dreilappig war und nicht fünflappig wie bei *armatum* und auch bei der folgenden Art *aberdaricum*.

Helichrysum aberdaricum R. E. Fr. n. sp. (Taf. 4, Fig. 1). — Frutex humilis, squarrosus, dense corymboso-ramosus, spinis omnino destitutus; ramuli dense albido-cinereo-lanuginosi, rami vetustiores lignosi cortice cinereo vestiti. Folia rigida, in ramulis sterilibus densissima, in fertilibus laxiora, lana primo alba, dein cinereo vestita, e basi lata linearia vel apicem versus sensim angustata, supra plana vel leviter canaliculata, subtus marginibus valde revolutis profunde canaliculata, 3—4 mm longa, 0,75—1,25 mm lata. Capitula terminalia, heterogama, sessilia; ramuli capituliferi apicem versus bracteis scariosis in involucri foliola sensim transeuntibus instructi; involucrum 10—12 mm altum, circ. 15 mm diam., demum expansum et 1,8—2 cm diam.; foliola obtusiuscula, scariosa, albido-straminea, glabra, extus basi pilis brevibus adpressis nigro-punctata, extima lanceolato-ovata circ. 5 mm longa, interiora sensim longiora lanceolata ad 10 mm longa. Flores ♀ uniseriati; corolla anguste tubulosa, sursum angustata, apice 4-loba, 3 mm longa; corolla florum ♂ cylindrica, 4 mm longa, 5-loba; lobi limbi florum omnium brevissime nigro-pilosa; antherae 1,5 mm longae; germen cylindricum, pilosulum, 1 mm longum; pappus 3,5 mm longus.

Mt. Aberdare: Ostabhang des Sattima in der alpinen Region auf steinigem Boden (blühend 19. III. 1922. — Rob. E. und Th. C. E. Fries n. 2585); nahe dem Gipfel des Sattima, ca. 3900 m ü. d. M. (verblüht 21. III. 1922. — n. 2585 *a*). Typus speciei: n. 2585 in herb. Upsal.

Diese Art schliesst sich nahe an die vorhergehende an, kann von ihr aber

leicht durch das vollständige Fehlen der Dornen unterschieden werden. Die Blätter sind nicht so zylindrich wie bei *acanthophorum*, sondern oft an der Basis breiter und nach oben verschmälert; ihre Oberseite ist abgeplattet und oft sogar rinnenförmig. Von geringerer Bedeutung ist die etwas bedeutendere Grösse der Blütenköpfchen ebenso wie die der Blüten und ihrer Teile. Von der Elgon-Art *armatum* unterscheidet sich *aberdaricum* durch das Fehlen von Dornen und das Vorkommen von hüllschuppenähnlichen Brakteen, die allmählich in die Hüllschuppen übergehen (gleichwie bei *acanthophorum*).

Die Arten *armatum* auf dem Elgon, *acanthophorum* auf dem Kenia und *aberdaricum* auf dem Aberdare bilden eine natürliche Gruppe von Arten, von denen jede sich auf einem jener Berge herausgebildet hat. Diese Arten stehen einander sehr nahe und sollten vielleicht mit ebensolchem Recht als Unterarten einer Grossart aufgefasst werden.

Helichrysum Newii Oliv. & Hiern in Oliv. Fl. trop. Afr. III p. 349 (1877); Moeser l. c. p. 325, pro parte. — Mt. Elgon (1920. — H. GRANVIK). — Taf. 5, Fig. 1.

Verbreitung: Die von MOESER als *Newii* bestimmten Exemplare scheinen mir nur zumteil zu dieser Art zu gehören. Zur echten *Newii* gehören nämlich nur die Exemplare vom Hochland Wanege und aus der Kilimandscharozone. Das abessinische Material stellt sicher eine andere Art dar, und dasselbe gilt wahrscheinlich auch für alle aus dem Kiwuvulkangebiet stammenden. Da ich diese Art selbst auf dem Ninagongo gesammelt habe, benutze ich die Gelegenheit, sie hier nach dem von mir heimgebrachten Material zu beschreiben.

Helichrysum Erici-Rosenii R. E. Fr. n. sp. — Syn.: *H. Newii* R. E. Fr. in Wissensch. Erg. d. Schwed. Rhodesia-Congo-Exp. 1911—12. Botanik p. 338 (1916), non Oliv. et Hiern; Moeser l. c. p. 325, pro parte. — Fruticulus humilis, basi ramosus, ad 1 dm altus; rami crassi, decumbentes apicemque versus adscendentes et dense foliosi, rami fertiles erecti laxius foliosi. Folia rigida, patentia vel demum reflexa, sessilia, lineari-oblanceolata, obtusa et breviter apiculata, margine revoluta integra, utrinque sed praesertim subtus cinereo- (primo stramineo-) lanuginosa, demum supra glabrescentia, 12—20 mm longa et supra medium 2—2,5 mm lata; nervus medius supra anguste impressus, subtusque prominens sed lana occultus; folia ramorum fertilium angustiora, linearia, circ. 1,5 mm lata. Capitula terminalia, solitaria, heterogama; involucrum 2—2,2 cm altum, circ. 3 cm diam.; foliola scariosa straminea, glabra, obtusiuscula, extima ovata circ. 5 mm longa, interiora sensim longiora, lineari-lanceolata, ad 18 mm longa, paulo supra basin linea transversali atropurpurea ornata. Flores ♀ pauci, uniseriati, anguste tubulosi, ♀ numerosissimi tubulosi; corolla florum omnium 4,5—5 mm longa, apice 5-loba; antherae 1,5 mm longae, germen oblongum glabrum, 1,3 mm longum, pappus circ. 5 mm longus.

Kiwuvulkan-Gebiet: Ninagongo, 3200—3400 m ü. d. M. (ROB. E. FRIES n. 1711 und 1721). Typus speciei: n. 1721 in herb. Upsal.

Ein Typus von niedrigem Wuchs mit unterirdisch ausgebreiteten Ästen und kurzen, mattenbildenden oberirdischen Sprossen. Die Blätter sammeln sich

daher mehr an den Zweigspitzen. Sie sind länger als bei *Newii* und gegen die Basis hin verschmälert; ihre grösste Breite ist gewöhnlich etwas oberhalb der Mitte. Die Wollbehaarung ist an den Sprossachsen und den Oberseiten der Blätter nicht so dick wie bei *Newii*.

Die Art ist nach dem Grafen ERIC VON ROSEN benannt, in dessen Gesellschaft ich den Ninagongo bestieg und diese für die höheren Teile des Berges so äusserst charakteristische *Helichrysum*-Art sammelte.

Helichrysum Brownei S. Moore in Journ. Bot. 54 p. 254 (1916). — Mt. Kenia: Westseite in der oberen alpinen Region fast an der Vegetationsgrenze, ca. 4400 m ü. d. M., auf winderodierter Fliesserde (blühend 5. II. 1922. — ROB. E. und TH. C. E. FRIES n. 1413). — Taf. 5, Fig. 2.

Var. **pleiocephalum** S. Moore l. c. p. 255. — Mt. Kenia: Westseite in der oberen alpinen Region an einem kleinen See, ca. 4300 m ü. d. M. (blühend 5. II. 1922. — n. 1402). — Taf. 5, Fig. 3.

Die Art und die Varietät wurden nahe bei einander und augenscheinlich ungefähr auf derselben Stelle gesammelt, von wo auch BROWNES Originalexemplare herstammten. Unsere Nummer 1413 stimmt vortrefflich mit der Beschreibung der Hauptart überein. Die Varietät (n. 1402) hat teils einzelnstehende, ungestielte Blütenköpfchen an der Spitze je eines bis oben hin beblätterten Sprosses, teils einige, bis fünf, ungestielte oder mit einem bis 1,5 cm langen Stiel versehene Blütenköpfchen. Die Blütenköpfchen gleichen denen der Hauptart. Abweichend sind dagegen die Exemplare durch ihre etwas höheren, aufrechten Blütensprosse mit mehr angedrückten Blättern und durch die etwas längeren, dünneren und einwenig undichter mit Wollhaaren bedeckten Blätter. Vermutlich sind diese Abweichungen eine Folge des feuchteren Standortes am See.

Helichrysum Brownei und seine Varietät sind, soviel ich weiss, an keinem anderen Orte als dem hier oben angeführten gesammelt worden. Die Art gehört zu jenen, welche die am höchsten vorkommende Phanerogamenflora auf dem Kenia kennzeichnen.

Helichrysum crenulatum R. E. Fr. n. sp. (Taf. 5, fig. 4). — Frutex humilis (3—7 dm altus), ramosus; rami erecti, dense adpresse albido-cinereo-lanati, usque ad capitulum dense foliosi, vetustiores cortice cinereo-fusco obtecti, in speciminibus obviis ad 4 mm crassi. Folia rigida, in ramis sterilibus patentia vel reflexa, in fertilibus erecta, sessilia, e basi lata lineari-oblonga, apice rotundata et apiculo minutissimo obtuso instructa, margine revoluta et leviter crenulata (crenulis lana saepe plus minus occultis), utrinque dense cinereo-lanata, 8—10 mm longa et 1,25—2 mm lata. Capitula in apicibus ramorum solitaria, sessilia, heterogama; involucrum circ. 1,7 cm altum, 2,5—3 cm diam.; foliola glabra, scariosa, interiora argentea, exteriora magis straminea, multiseriata, obtusiuscula vel acuta, extima ovata 4—5 mm longa, interiora sensim longiora, intima anguste lanceolata circ. 14 mm longa. Flores ♀ pauci uniseriati, ♂ numerosi; corolla florum omnium 4—5 mm longa, cylindrica, apice 5-loba; antherae 2 mm longae; germen oblongum, 1 mm longum, pappus 4,5—5 mm longus.

Mt. Aberdare: Sattima in der alpinen Region allgemein (blühend 19—21. III. 1922. — ROB. E. und TH. C. E. FRIES n. 2640 und 2571). Typus speciei: n. 2640 in herb. Upsal.

Die Art steht *H. Brownei* sehr nahe, und es kann sich vielleicht erweisen, dass diese beiden zweckmässiger nur als Varietäten oder Unterarten einer und derselben Hauptart aufzufassen sein werden. Die Abweichungen des Aberdaretypus bestehen in seinem ganzen Habitus, dem höheren, strauchartigen Wachstum, der mehr angedrückten Behaarung, der feinen Krenulierung der Blattränder und den etwas grösseren Blütenköpfchen mit den infolgedessen längeren Blüten. Von MOORES Beschreibung der Art *Brownei* weicht sie auch ab durch das Vorkommen einer Anzahl weiblicher Blüten rings um die Zwitterblüten. MOORES Angabe betreffend *Brownei* habe ich nicht kontrollieren können; ein Blütenköpfchen seiner Varietät *pleiocephalum,* das untersucht wurde, hatte indessen einige weibliche Blüten. Ob in dieser Hinsicht ein konstanter Unterschied vorliegt, ist noch zu untersuchen.

Die vier Arten *Newii, Brownei, crenulatum* und *Erici-Rosenii* bilden zusammen eine ganz natürliche Gruppe. Es ist interessant, wie dieselben, soweit bisher bekannt, durch nur je einen Typus in jedem gesonderten Gebirgsgebiete vertreten sind. *Newii* hat die grösste Verbreitung: Kilimandscharo-Wanegehochland-Elgon; die drei übrigen beschränken sich blos auf je einen Berg oder einen Bergkomplex: *Brownei* auf den Kenia, *crenulatum* auf den Aberdare, und *Erici-Rosenii* im Vulkangebiete des Kiwu.

Helichrysum Stuhlmannii O. Hoffm. in Engl. Jahrb. 20 p. 232 (1894); Moeser l. c. p. 326.

Auf den höheren Teilen sowohl des Kenia, als auch des Aberdare (Bambus- und alpine Region) kommt ein *Helichrysum*-Typus allgemein vor, der sich nahe an den vom Ruwenzori bekannten *Stuhlmanii* anschliesst. Vielleicht sollten die beiden Typen als selbständige Arten aufgefasst werden. Wegen ihrer unzweifelhaft nahen Verwandtschaft mit *Stuhlmannii* ziehe ich es indessen vor, sie hier als Varietäten zu behandeln. Die Art ist somit auf den drei Bergen, auf denen sie vorkommt, durch je drei verschiedene Varietäten vertreten.

Var. **keniense** R. E. Fr. nov. var. — A typo differt foliis brevioribus (10—15×2—3 mm) et pro rata latioribus, exsiccatis non nigrescentibus, supra persistenter cano-lanuginosis, apice obtusioribus et acumine glanduliformi breviori instructis.

Mt. Kenia: Westseite in der oberen Bambusregion auf Grasboden, ca. 2800 m ü. d. M. (blühend 30. I. 1922. — ROB. E. und TH. C. E. FRIES n. 1292); alpine Region unter Ericaceen-Strauchern 3000—3500 m ü. d. M. (blühend 31. I. 1922. — n. 1307); an der Grenze zwischen den unteren und oberen alpinen Regionen 3600—3800 m ü. d. M.; halbmeterhoher Strauch auf Felsboden (blühend 5. II. 1922. — n. 1405). Typus varietatis: n. 1292 in herb. Upsal.

Var. **aberdaricum** R. E. Fr. nov. var. — Differt a typo foliis vulgo brevioribus, ramis pedunculisque capitulorum minus dense tomentosis, foliis subtus tomentosis nec densissime floccoso-araneosis.

Mt. Aberdare: Auf dem Sattima und in seiner Nähe, in der oberen Bambus- und der alpinen Region, 3000 m ü. d. M. bis zum Gipfel des Berges (ca. 4000 m) allgemein (mit Früchten Mitte März 1922. — n. 2440, 2450 und 2470); in der Nähe vom Kinangop, Bambusregion (mit Früchten 2. IV. 1922. — n. 2730). Typus varietatis: n. 2450 in herb. Upsal.

Die beiden Varietäten stehen einander sehr nahe. Beide sind durch die Blattform und die üppige, unregelmässige Verästelung ausgezeichnet. Die Varietät *aberdaricum* erinnert am meisten an den Haupttypus durch das Schwarzwerden der Blätter und ihre kahle Oberseite. In ihrer dicken Wollbehaarung der Sprossachsen gleicht dagegen *keniense* mehr dem Typus.

Helichrysum nandense S. Moore in Journ. Linn. Soc. Bot. 35 p. 333 (1902); Moeser l. c. p. 327. — Mt. Kenia: Westseite bei Forest Station, in Gebüsch auf der Steppe, mannshoher Strauch; 2300 m ü. d. M. (blühend 28. XII. 1921. — Rob. E. und Th. C. E. Fries n. 446). — Mt. Aberdare: Ostabhang in der Waldregion am Rande des Waldes, ca. 2300 m ü. d. M. (mit Blüten 13. III. 1922. — n. 2173); Sattima in Gebüsch von *Cliffortia aequatorialis* ca. 3000 m ü. d. M. (fruchtend 20. III. 1922. — n. 2488). — Mt. Elgon: 3000—3600 m ü. d. M. (Mitte Juni 1920. — G. Lindblom).

Verbreitung: Mau plateau, Nandi, Elgon (Dummer n. 3597). Kiwusee-Vulkangebiet (Ninagongo, Karisimbi, Sabyina).

Helichrysum nandense ist, was die Form der Blätter betrifft, eine sehr veränderliche Art, die vielleicht ein paar verschiedene Typen umfasst. Eine getrennte Art ist wahrscheinlich der bisher zu *nandense* gezählte Typus, welcher auf dem Ninagongo im Vulkangebiet beschränkt zu sein scheint, wo er von Goetzen (n. 105), Kassner (n. 3216), Mildbraed (n. 1361 und 1361 *a*) und Fries (n. 1707) gesammelt wurde. Ihn kennzeichnet die wollige Behaarung auch auf älteren Sprossachsen, während Drüsenhaare fehlen. Es wäre eine dankbare Aufgabe, den Umfang der Art *nandense* festzustellen.

Helichrysum corymbiferum R. E. Fr. n. sp. — Frutex erectus, ramosus, ad 1,75 m altus; ramuli dense glanduloso-pilosi, demum glabrescentes, usque ad inflorescentiam dense foliosi; internodia 1—2 mm longa. Folia rigide membranacea, patentia vel reflexa, utrinque viridia, e basi lata amplexicauli linearia, acuta et apiculata, marginibus integris revolutis, utrinque breviter denseque glanduloso-pilosa, 1,5—2,5 cm longa, 1,5—3 mm lata; nervus medius supra canaliculatim impressus, subtus elevatus, secundarii inconspicui. Inflorescentiae in ramis terminales, corymbosae, subplanae vel paulo convexae, multicapitulatae, 5—8 cm diam.; pedunculi capitulorum stricti, 1—2 cm longi, glandulosi et insuper albo-lanuginosi, bracteis ovato-oblongis nonnullis foliaceis 3—8 mm longis vulgo instructi et sursum bracteis scariosis densis in foliola involucri sensim transeuntibus vestiti. Involucrum subglobosum, 4—5 mm altum, 7—9 mm latum; foliola multiseriata, numerosissima, albido-straminea vel exteriores interdum plus minus rosea, glabra, acuta et apice saepe lacera; extrema ovata circ. 1 mm longa, interiora sensim longiora et angustiora lanceolata, ad 4,5 mm longa et 1,5 mm lata, intima lineari-lanceolata 4 mm longa et 0,75—1 mm lata. Flores 2 mm longi, apice glandulis sessilibus parvis instructi; ♀ uniseriati,

anguste tubulosi, apice minute 4—5-lobi; flores ♀ numerosi, tubuloso-cylindrici, sursum haud ampliati, apice minute 5-lobi; antherae 1,2 mm longae; germen ovoideum, glabrum vel glandulis minutis sessilibus sparsis paratum, 0,5 mm longum, pappus 2 mm longus.

Mt. Aberdare: Ostseite des Sattima-Gipfels auf der Hochebene, circ. 3000 m ü. d. M. (blühend 16. III. 1922. — ROB. E. und TH. C. E. FRIES n. 2515).

Die Art steht zweifellos *nandense* nahe, aber ist besonders gut unterschieden durch ihre in regelmässigen Trugdolden sitzenden kleineren Blütenköpfchen, kleineren Blüten und vor allem die äusserst zahlreichen kleinen, nach oben regelmässig grösser werdenden Hüllschuppen. Der Hüllkelch erhält dadurch ein auffallend zapfenähnliches Aussehen.

Helichrysum ellipticifolium Moeser l. c. p. 328 (1910). — Mt. Kenia: Westseite in der unteren Bambusregion auf offener, feuchter Lichtung im Bambusdickicht an einem Bach ca. 2500 m ü. d. M.; ungefähr 7 dm hoher Strauch, dichte weite Gebüsche bildend (verblüht und mit sehr jungen Köpfchen 28. I. 1922. — ROB. E. und TH. C. E. FRIES n. 1238). — Mt. Aberdare: bei dem Sattima auf der Hochebene, ca. 3000 m ü. d. M. (in beginnendem Blühen 15. III. 1922. — n. 2425); Sattima, *Hagenia*-Region im Sumpf (mit Früchten 21. III. 1922. — n. 2425 *a*).

Verbreitung: Bisher nur von der zentralafrikanischen Seenzone (Rukarara, Rugegewald in Heidemoor) bekannt. Mit diesem Exemplar stimmt unser Material gut überein, nur sind die Blätter und Köpfchen ein wenig kleiner.

Helichrysum formosissimum Sch. Bip. ex A. Rich. Fl. Abyssin. I p. 422 (1847); Moeser l. c. p. 329. — Mt. Kenia: Westseite in der oberen Bambusregion, ca. 2800 m ü. d. M. (blühend 30. I. und 6. II. 1922. — ROB. E. und TH. C. E. FRIES n. 1293, 1293 *a* und 1306 *b*). Mt. Aberdare: bei dem Sattima auf der Hochebene in der Bambusregion, 3000—3500 m ü. d. M. (blühend und fruchtend Mitte März 1922. — n. 2358, 2358 *a*, 2481 und 2902). — Mt. Elgon: (1920. — H. GRANVIK; G. LINDBLOM).

Verbreitung: Abessinien südwärts bis nach dem Massailand und den Gebirgen der zentralafrikanischen Seenzone. Eine polymorphe Art.

Helichrysum Lentii Volk. et O. Hoffm. in Engl. Pfl.-Welt Ostafrikas C p. 410 (1895); Moeser l. c. p. 329. — Mt. Kenia: Westseite in der unteren alpinen Region (blühend 31. I. 1922. — ROB. E. und TH. C. E. FRIES n. 1306). — Mt. Aberdare: bei dem Kinangop in der *Hagenia*-Region (mit Früchten 3. IV. 1922. — n. 2756).

Verbreitung: Kilimandscharo-Gebiet, Ruwenzori und die Kiwuseevulkane.

Helichrysum setosum Harv. in Harv. et Sond. Fl. Cap. III p. 231 (1864—65); Moeser l. c. p. 337. — Mt. Kenia: Ostseite bei Mutonga river in *Pteridium*-Assoziation (fruchtend 24. II. 1922. — ROB. E. und TH. C. E. FRIES n. 1891).

Verbreitung: Tropisches Afrika; Südafrika.

Helichrysum Meyeri Johannis Engl. in Hochgebirgsflora d. trop. Afr. p. 427 (1892); Moeser l. c. p. 330. — Mt. Elgon (1920. — H. GRANVIK; G. LINDBLOM).

Verbreitung: Kilimandscharo-Gebiet.

Helichrysum Kirkii Oliv. & Hiern ex Hiern in Trans. Linn. Soc. 29 p. 95, tab. 61 (1873); Moeser l. c. p. 331. — Mt. Kenia: Westseite bei Forest Station auf Grassteppe 2300 m ü. d. M. (blühend 27. XII. 1921. — ROB. E. und TH. C. E. FRIES n. 396).

Verbreitung: Gebirgsgegenden des tropischen Ostafrika vom Ruwenzori-Kenia-Kilimandscharo südwärts nach dem Shire-Hochland.

Helichrysum amblyphyllum Mattf. in Engl. Jahrb. 59, Beibl. Nr. 133 p. 16 (1924). — Mt. Elgon (1920. — H. GRANVIK).

Verbreitung: Nur von der Kratergegend des Mt. Elgon bekannt, wo sie von DUMMER gesammelt wurde (n. 3319); mit diesem Material stimmt das von GRANVIK gesammelte ganz überein.

Helichrysum foetidum (L.) Cass.; Moeser l. c. p. 336. — Mt. Kenia: Westseite bei Forest Station in Grassteppe ca. 2000 m ü. d. M. (mit Blüten 20. I. 1922 — ROB. E. und TH. C. E. FRIES n. 1131).

var. **microcephalum** A. Rich. Fl. Abyssin. I. p. 428 (1847); Moeser l. c. p. 336. — Mt. Kenia: Ostseite in der Nähe des Iraru-Flusses in *Pteridium*-Assoziation (mit Früchten 24. II. 1922. — n. 1926) — Mt. Elgon: Südseite auf Grasboden (blühend 25. VII. 1920. — G. LINDBLOM).

Verbreitung: Tropisches und südliches Afrika.

Stoebe elgonensis Mattf. in Notizbl. bot. Gart. u. Mus. Berlin-Dahlem VIII p. 236 (1922). Syn.: *Stoebe kilimandscharica* Battiscombe, A descriptive Catalogue of Common Trees & Woody Plants of Kenya Colony p. 113 (1926), not O. Hoffm. — Mt. Kenia: Westseite, offene Stelle einer trockenen Bachfurche in der montanen Waldregion, 2300 m ü. d. M.; bis 2 m hoher Strauch (steril 30. XII. 1921. — ROB. E. und TH. C. E. FRIES n. 527); in der *Hagenia*-Region ca. 3000 m ü. d. M.; 5—6 m hoher Strauchbaum (blühend 2. II. 1922. — n. 1312); untere alpine Region auf Felsboden, ca. 3200 m. ü. d. M. (steril 31. I. 1922. — n. 1312 *a*). Nordseite beim Kongoni river, am oberen Rande des Waldes; hoher Strauch (blühend 13. II. 1922. — n. 1570). — Mt. Aberdare: bei dem Sattima, 3—4 m hoher Strauch auf der Hochsteppe, ca. 3000 m ü. d. M. (blühend und fruchtend 15. III. 1922. — n. 2419). — Mt. Elgon: Bergabhänge 3900 m ü. d. M. (blühend 10. VI. 1920. — G. LINDBLOM); 3600 m ü. d. M. (Jan. 1918. — DUMMER n. 3532).

Verbreitung: Die Art war bisher nur vom Elgon bekannt. — Von der besonders nahestehenden und möglicherweise nicht als Art abzutrennenden *St. kilimandscharica* O. Hoffm. unterscheidet sie sich durch die gespreizteren, oft nach hinten gerichteten, weicheren Blätter und die mehr verzweigten, dickeren Blütenstände. Im Bau des Pappus habe ich den Unterschied zwischen *kili-*

mandscharica und dem Elgon-Material, den MATTFELD (l. c.) angibt, nicht finden können. Auch die Exemplare vom Kenia und Elgon haben denselben Fruchtbau. Sollte vielleicht *elgonensis* mit *kilimandscharica* var. *densiflora* O. Hoffm. (Engl. Jahrb. 30 S. 430. 1901), von der ich keine Exemplare gesehen habe, identisch sein?

Athrixia rosmarinifolia (Sch. Bip.) Oliv. & Hiern in Oliv. Fl. trop. Afr. III. p. 355 (1877). — Kenia Colony: Gwonongween bei Lumbwa auf sonnigem, grasbedecktem Hügel in *Acacia*-Steppe, ca. 2000 m ü. d. M. (blühend 18. IV. 1922. — ROB. E. und TH. C. E. FRIES n. 2790).

Verbreitung: Trop. Ostafrika.

Inula macrophylla Sch. Bip.: Oliv. & Hiern l. c. p. 358 (1877). — Kenia Colony: Gwonongween bei Lumbwa in *Acacia*-Steppe, ca. 2000 m ü. d. M. (in beginnendem Blühen 19. IV 1922. — ROB. E. und Th. C. E. FRIES n. 2818).

Verbreitung: Von Abessinien südwärts bis zu dem Seengebiet, Mau und dem Usambara.

Sphacophyllum africanum (Oliv.) O. Hoffm. in Engl. Pfl.-Welt Ostafrikas C p. 412 (1895). — Mt. Kenia: Ostseite in der Nähe des Iraru-Flusses, auf mit *Pteridium*-Assoziation bedeckten, sonnigen Hügeln (blühend und fruchtend 24. II. 1922. — ROB. E. und TH. C. E. FRIES n. 1933).

Verbreitung: Kilimandscharo und Usambara.

Sigesbeckia orientalis L. Sp. pl. p. 900 (1753). — Mt. Kenia: Ostseite, in der Nähe des Nithi-Flusses in Gebüsch wachsend (fruchtend 24. II. 1922. — ROB. E. und TH. C. E. FRIES n. 1942).

Verbreitung: In den wärmeren Gegenden der ganzen Welt weit verbreitet.

Sigesbeckia abyssinica (Sch. Bip.) Oliv. et Hiern in Oliv. l. c. 372 (1877). — Mt. Kenia: Westseite zwischen Coles Mill und Forest Station, Bachufer in dem montanen Regenwald, ca. 2200 m ü. d. M. (blühend 1. I. 1922. — ROB. E. und TH. C. E. FRIES n. 607). Nordseite bei Liki river (blühend und fruchtend 11. II. 1922. — n. 1474). — Mt. Elgon: 2000 m ü. d. M. (blühend VI. 1920. — G. LINDBLOM).

Verbreitung: Gebirgsgegenden des tropischen Ostafrika von Abessinien bis Nyassaland.

Wedelia abyssinica Vatke in Oesterreich. Bot. Zeitschr. 1875 p. 327. — Kenia Colony: Nieri, mannshoher, reich verzweigter Strauch auf der Grassteppe, ca. 1700 m ü. d. M. (blühend 21. XII. 1921. — ROB. E. und TH. C. E. FRIES n. 220). — Mt. Kenia: Westseite bei Forest Station in Gebüsch kletternd, 2200 m ü. d. M. (blühend und fruchtend 1. I. 1922. — n. 662).

Verbreitung: Abessinien, Kilimandscharo.

Melanthera Brownei (DC.) Sch. Bip. in Flora 1844 p. 673. — Kenia Colony: Nieri in hoher Grasvegetation an einem Bachufer, ca. 1700 m ü. d. M. (blühend 20. XII. 1921. — ROB. E. und TH. C. E. FRIES n. 180).

Verbreitung: Tropisches und subtropisches Afrika.

Melanthera acuminata S. Moore in Journ. Linn. Soc. Bot. 35 p. 344 (1902). — Mt. Elgon: Grasfeld ca. 2000 m ü. d. M. (blühend und fruchtend VI. 1920. — G. LINDBLOM).

Verbreitung: Bisher nur vom Kavirondo-Gebiet, Kenia Colony, angegeben. Das Elgon-Material stimmt, ausgenommen den etwas breiteren Blättern, gut mit der Beschreibung überein.

Spilanthes Acmella L.; Oliv. & Hiern in Oliv. Fl. trop. Afr. III p. 384 (1877). — Kenia Colony: Nieri (blühend und fruchtend 18. XII. 1921. — ROB. E. und TH. C. E. FRIES n. 76). — Mt. Kenia: Westseite bei Forest Station auf etwas feuchtem Boden, 2300 m ü. d. M. (blühend 30. XII. 1921. — n. 517). — Mt. Elgon: 2000 m ü. d. M. (mit Blüten und Früchten 23. V. 1920. — G. LINDBLOM); ibid., im Regenwald 2600—2700 m ü. d. M. (Febr. 1926. — H. GRANVIK n. 78, 79, 80).

Verbreitung: Wärmere Gegenden der Alten Welt.

Guizotia Schultzii Hochst. var. **sotikensis** S. Moore in Journ. Linn. Soc. Bot. 35 p. 344 (1902). — Mt. Kenia: Westseite zwischen Coles Mill und Forest Station auf der *Themeda*-Steppe in der montanen Waldregion, ca. 2200 m ü. d. M. (blühend und fruchtend 16. I. 1922. — ROB. E. und TH. C. E. FRIES n. 949). — Mt. Elgon: ca. 2600 m ü. d. M. (mit Blüten und Früchten Apr. 1926. — H. GRANVIK n. 260).

Verbreitung: Bisher nur bei Sotik an der Ostseite des Victoria Nyanza gefunden. Von der Hauptart unterscheidet sich das Material gerade durch die Merkmale (kürzere Hüllschuppen, Blüten und Achaenien), die S. MOORE als kennzeichnend für die Varietät angibt.

Guizotia reptans Hutchins. in Kew Bull. 1914 p. 17. — Mt. Aberdare: Abhang des Sattima auf der grasbedeckten Hochebene, ca. 3000 m ü. d. M. (blühend 14. III. 1922. — ROB. E. und TH. C. E. FRIES n. 2387). — Taf. 2, Fig. 5.

Die Art ist nach Exemplaren vom Aberdare beschrieben worden (3000 m; leg. BATTISCOMBE) und war bisher nur von diesem Berge bekannt. Mit der ausführlichen und vorzüglichen Beschreibung stimmen unsere Exemplare vortrefflich überein. Auf dem Kenia kam in den Regenwald- und Bambusregionen eine der obigen sehr nahestehende Form vor, die jedoch bei allen Exemplaren, die wir mitbrachten, sich durch eine völlig kahle Oberseite der Blätter auszeichnete. Es mag dahingestellt sein, ob hier ein mit dem auf dem Aberdare korrespondierender Typus vorliegt, obgleich es so zu sein scheint. Hinsichtlich der Behaarung der Blätter gleichen sich nämlich die beiden Kollektionen vom Aberdare, und ebenso verhalten sich die beiden Kenia-Kollektionen. Da in-

dessen keine anderen trennenden Merkmale zu finden waren, mögen diese letzteren als eine Varietät behandelt werden:

var. **keniensis** R. E. Fr. nov. var. — Folia supra glaberrima laevia. — Mt. Kenia: Westseite, Bachufer in dem montanen Regenwald bei Forest Station, 2350 m ü. d. M. (spärlich blühend 5. I. 1922. — ROB. E. und TH. C. E. FRIES n. 756); zwischen Coles Mill und Forest Station, Bachufer im Regenwald, ca. 2200 m ü. d. M. (blühend 16. I. 1922. — n. 756 *a*).

An diesen letzteren Exemplaren waren die Blätter bis 6 cm lang und 3 cm breit, eine üppigere Schattenform darstellend.

Coreopsis Kirkii Oliv. & Hiern in Oliv. Fl. trop. Afr. III p. 390 (1877). — Mt. Kenia: Westseite bei Forest Station auf den Steppen (*Themeda*-Association) in der montanen Regenwaldregion allgemein, 2300 m ü. d. M. (blühend 30. XII. 1921. — ROB. E. und TH. C. E. FRIES n. 571). — Mt. Elgon: oberhalb der Baumgrenze 3900 m ü. d. M. (blühend 12. VI. 1920. — G. LINDBLOM).

Das Exemplar vom Elgon, das dem vom Kenia völlig gleicht, ist von MILDBRAED mit dem im Berliner Herbarium vorhandenen Material identifiziert worden, das von O. HOFFMANN als *Kirkii* bestimmt worden ist. Originalexemplare habe ich nicht gesehen, aber die Beschreibung passt gut auf die Exemplare. Die Art, welche zuerst aus Moramballa (Mossambikgebiet) beschrieben worden ist, wird von O. HOFFMANN auch für Usambara und von S. MOORE für Mau in der Kenia-Kolonie angegeben.

Bidens pilosus L. Sp. pl. p. 832 (1753). — Mt. Kenia: Westseite bei Forest Station, Unkraut, 2300 m ü. d. M. (blühend und fruchtend 11. I. 1922. — ROB. E. und TH. C. E. FRIES n. 832). Nordostseite, Meruforest (mit Blüten und Früchten 21. II. 1922. — n. 1778). — Randblüten weiss.

Verbreitung: Unkrautpflanze in den wärmeren Gegenden der ganzen Welt.

Bidens chinensis (L.) Willd.; O. E. Schulz in Engl. Jahrb. 50, Suppl. p. 178 (1914). — Mt. Kenia: Nordostseite, Meru in Gebüsch am Rande des Waldes (blühend und fruchtend 17. II. 1922. — ROB. E. und TH. C. E. FRIES n. 1674). — Randblüten schwefelgelb.

Verbreitung: Tropisches Afrika und Asien.

Galinsoga parviflora Cav. Icon. III. p. 41, t. 281 (1794). — Mt. Kenia: Forest Station, 2300 m ü. d. M. (blühend und fruchtend 10. I. 1922. — ROB. E. und TH. C. E. FRIES n. 815); Nieri (n. 151). — Mt. Elgon: in dem Regenwald, ca. 2500 m ü. d. M. (1926. — H. GRANVIK n. 294, 295, 296).

Verbreitung: Über die wärmeren Gegenden der ganzen Welt nunmehr weit verschleppt; in der Kenia-Kolonie ein gemeines Unkraut, neulich eingeführt.

Anthemis abyssinica J. Gay ex A. Rich. Fl. Abyssin. I. p. 418 (1847). — Syn.: *A. Cotula* L. var. *atromarginata* Vatke in Linnaea 39 p. 501 (1875); S. Moore in Journ. Linn. Soc. Bot. 35 p. 351 (1902). *A. Cotula* L. ex Oliv. & Hiern in Oliv. Fl. trop. Afr. III p. 396 (1877) et Engl. Hochgebirgsfl. trop.

Afr. p. 437 (1892) p. p. — Mt. Aberdare: auf grasbedeckter Hochebene in den oberen Bambus- und *Hagenia*-Regionen, ca. 3000 m ü. d. M. (blühend 13. III. 1922. — Rob. E. und Th. C. E. Fries n. 2385); in der alpinen Region allgemein (blühend 19. III. 1922. — n. 2610). — Mt. Elgon: auf offenem Bergabhang, 3600 m ü. d. M. (blühend 10. VI. 1920. — G. Lindblom).

Verbreitung: Höhere Teile des nördlichen tropischen Ostafrika (Abessinien, Gallahochland, Mau Forest, Ossirwa, Loolmalassin, Moschi).

Cotula abyssinica Sch. Bip. ex A. Rich. Fl. Abyssin. I p. 419 (1847). — Mt. Kenia: Westseite, zwischen Coles Mill und Forest Station, 2000—2200 m ü. d. M. (blühend und fruchtend 16. I. 1922. — Rob. E. und Th. C. E. Fries n. 952). — Mt. Aberdare: Ostabhang am Wege in der montanen Waldregion (blühend 13. III. 1922. — n. 2298). — Mt. Elgon (1920. — H. Granvik).

Verbreitung: Abessinien und oberer Nil.

Artemisia afra Jacq. Hort. Schoenbr. p. 34, t. 467 (1804). — Mt. Kenia: Nordseite bei dem Kongoni river in Gebüsch an der oberen Waldgrenze (steril 13. III. 1922. — Rob. E. und Th. C. E. Fries n. 1511); unweit des Jaracuma river, auf Wiesen gebüschbildend, 1—1,5 m hoch (mit Blüten 14. III. 1922. — n. 1511 *a*). — Mt. Aberdare: auf der Hochebene in Gebüschen der Bambusregion stellenweise reichlich, ca. 3000 m ü. d. M.; meterhoch (blühend Mitte März 1922. — n. 2530 und 2530 *a*); Sattima in der alpinen Region, 6—7 dm hoch (blühend 19. III. 1922. — n. 2624). — Kenia Colony: Gwonongween bei der Eisenbahnstation Lumbwa in der *Acacia*-Steppe (mit Blüten 18. IV. 1922. — n. 2858). — Mt. Elgon: Abhang unter dem Walde, ca. 2400 m ü. d. M. (mit Blütenknospen und Blüten Febr. 1926. — H. Granvik n. 61 und 62).

Verbreitung: Östliches und südliches tropisches Afrika; Südafrika.

Hier ist das ganze gesammelte Material als zur Art *afra* gehörend bestimmt worden, da ich nicht genug Material von dieser veränderlichen Art hatte, um die unleugbar vorhandenen Typen voneinander abgrenzen zu können. Ein Typus (mit schmäleren, spitzeren und oben glatteren Blattfiedern und mehr langgestielten, weniger wollhaarigen Blütenköpfchen) ist in den Nummern 1511 und 2858 vertreten. Ein anderes Aussehen zeigt alles vom Mt. Aberdare stammende Material, welches auffallend kurze, stumpfe und auf der Oberseite stark wollhaarige Blattfiedern und grössere Blütenköpfchen aufweist, die von dicht wollig behaarten, im ganzen kürzeren Stielen getragen werden. N. 1511 (steril) bildet in gewisser Hinsicht eine Übergangsform zwischen diesen Typen. Eine nähere Erforschung der Art sollte vorgenommen werden.

Gynura scandens O. Hoffm. in Engl. Pfl.-Welt Ostafrikas C. p. 416 (1895). — Mt. Kenia: Nordostseite bei Meru in Gebüsch an einem Wege durch den montanen Regenwald; 2—3 m hohe Halbliane mit rotgelben Blüten (blühend 21. II. 1922. — Rob. E. und Th. C. E. Fries n. 1776).

Verbreitung: Gebirge des Seengebietes, Usambara, Nyassaland (Kyimbila, Stolz n. 158); Angola.

Crassocephalum subscandens (Hochst.) S. Moore in Journ. Bot. 50 p. 211 (1912). Syn.: *Senecio subscandens* Hochst. ex A. Rich. Fl. Abyssin. I p. 434 (1847); Oliv. & Hiern in Oliv. Fl. trop. Afr. III p. 421 (1877). — Mt. Kenia: Westseite bei Coles Mill, Liane im Uferwald ca. 2000 m ü. d. M.; Blüten gelb (blühend 17. I. 1922. — ROB. E. und TH. C. E. FRIES n. 1015); Forest Station im montanen Regenwald, 2300 m ü. d. M. (steril 30. XII. 1921. — n. 575).

Verbreitung: Tropisches Ostafrika und Seengebiet; Angola.

Crassocephalum multicorymbosum (Klatt) S. Moore l. c. p. 211 (1912). Syn.: *Senecio multicorymbosus* Klatt in Ann. Naturh. Hofmus. Wien VII p. 103 (1892). — Kenia Colony: Nieri auf Felsen an Bachufer, ca. 1700 m ü. d. M. (blühend und fruchtend 6. III. 1922. — ROB. E. und TH. C. E. FRIES n. 2122). — Mt. Kenia: Westseite, Lichtung des Regenwaldes, ca. 2100 m ü. d. M. (steril 18. I. 1922. — n. 1095); Nordostseite, Meru-forest auf Lichtungen (blühend 17. II. 1922. — n. 1675). — Mt. Elgon: baumbewachsenes Flusstal, 1800 m ü. d. M. (mit Blüten V. 1920. — G. LINDBLOM).

Verbreitung: Gebirgsgegenden des tropischen Ost- und Westafrika.

Crassocephalum bumbense S. Moore in Journ. Linn. Soc. Bot. 47 p. 279 (1926). — Mt. Kenia: Westseite, Lichtung des montanen Regenwaldes an einem Bach, ca. 2200 m ü. d. M. (blühend 1. I. 1922. — ROB. E. und TH. C. E. FRIES n. 637). Blüten »vitellini». — Mt. Aberdare: Ostabhang, im montanen Regenwald (mit Blüten 12. III. 1922. — n. 2182). — Mt. Elgon: River Rongai, Urwaldrand, ca. 2200 m ü. d. M. (blühend Ende Juni 1920. — G. LINDBLOM); ibid., 2600—3200 m ü. d. M. (1926. — H. GRANVIK n. 141, 329, 330).

S. MOORE hatte die grosse Liebenswürdigkeit, eine Probe des oben angeführten Kenia-Materiales zu untersuchen, und findet es identisch mit dem von ihm vor kurzem unterschiedenen *Cr. bumbense*. Diese Art ist bis dahin mit *crepidioides* (Benth.) S. Moore (= *Cr. diversifolium* var. *crepidoides* Hiern, Cat. Welw. Pl. III S. 595) vereinigt gewesen, ist aber anscheinend wohl selbständig in erster Linie wegen der kleineren und schmäleren Blütenköpfchen und der gelben Farbe der Blüten. Als *crepidioides* habe ich (in Wissensch. Erg. d. Schwed. Rhodesia-Congo Exp. 1911—12, Bd. I S. 341. 1916) diese Art erwähnt, die von mir im Gebirge südlich vom Kiwusee gesammelt war, wo sie ein charakteristisches Unkraut in den Bananenhainen bildet. Die Art ist offenbar im tropischen Afrika weit verbreitet. Das Originalexemplar stammt aus Angola (WELWITSCH n. 3687), und im Naturhistorischen Reichsmuseum zu Stockholm habe ich ein typisches Exemplar aus Kamerun gesehen (STAUDT n. 343).

Crassocephalum afromontanum R. E. Fr. n. sp. (Taf. 6). — Herba vel suffrutex 2—2,5 m altus, erectus, ramosus, ramis novellis puberulis mox glabrescentibus; internodia 2—4 cm longa. Foliorum lamina tenuiter membranacea, late ovata, acuta, basi plus minus rotundata, ima basi acuta et in petiolum gracilem 1,5—3 cm longum exauriculatum breviter decurrens, margine (ima basi excepta) dense serrata (serraturis inaequalibus acutis 0,5—1,5 mm altis), utrinque laxe pilosa, plus minus glabrescens, 6—11 cm longa, 4—7 cm

lata. Inflorescentiae in ramulis terminales, paucicapitulatae, subglobosae; pedicelli capitulorum graciles puberuli, bracteolis paucis linearibus instructi, 1—2 cm longi; capitula saepe nutantia, homogama, discoidea; involucrum campanulatum, 0,8—1 cm altum, basi bracteolis paucis linearibus circ. 2 mm longis instructum; involucri foliola 12—13, lineari-oblonga, acutiuscula, late scarioso-marginata. Flores circ. 45, omnes tubulosi, flavi, involucrum 2—3 mm superantes; corolla 7—8 mm longa, dimidia pars inferior anguste cylindrica, superior sensim ampliata, anguste infundibuliformis, apice circ. 1 mm alte quinqueloba; styli rami 1,2 mm longi; stigmata cono brevi superata. Achaenia subcylindrica, utrinque paulo angustata, 10-striata, cinerea, glabra, 2—2,5 mm longa.

Mt. Aberdare: Abhang des Kinangop-Gipfels in dichtem Bambusdickicht, ca. 3000 m ü. d. M. (blühend und fruchtend 2. IV. 1922. — Rob. E. und Th. C. E. Fries n. 2727).

Steht dem *Crassocephalum butaguense* S. Moore (in Journ. Bot. 50 p. 211; Syn.: *Senecio butaguensis* Muschl. in Wissensch. Erg. d. deutsch. Zentr.-Afr.-Exp. 1907—08. Bd II p. 403) am nächsten, ist aber u. a. durch sehr dünne und viel breitere Blätter und durch zahlreichere, längere Hüllkelchblätter unterschieden.

Crassocephalum crepidioides (Benth.) S. Moore in Journ. Bot. 50 p. 211 (1912). — Kenia Colony: Nieri auf Kulturboden, ca. 1700 m ü. d. M. (blühend Mitte Dez. 1921. — Rob. E. und Th. C. E. Fries n. 69 und 136); Blütenfarbe dieselbe wie bei *Hieracium aurantiacum*. — Mt. Kenia: Westseite bei Coles Mill, feuchte Stelle auf der Steppe 2000 m ü. d. M. (blühend und fruchtend 18. I. 1922. — n. 1083); bei Forest Station im montanen Regenwald, 2300 m ü. d. M. (mit Blüten und Früchten 11. I. 1922. — n. 838; Blüten dunkelrot). Nordostseite in Meru-forest (blühend und fruchtend 16. II. 1922. — n. 1651 und 1653; Blüten ziegel- bis dunkel feuerrot). — Mt. Elgon: (1920. — H. Granvik).

Verbreitung: Tropisches Ost- und Westafrika. — Samen, die ich vom Kenia mitbrachte, wurden im Bergianischen Garten, Stockholm, im Jahre 1922 gesäet. Die Art ist hier so gut gediehen, dass sie im Garten ein einjähriges, jährlich samenbildendes Unkraut geworden ist.

Crassocephalum rubens (Juss.) S. Moore l. c. p. 212 (1912). — Mt. Kenia: Nordostseite in Meru-forest (blühend und fruchtend 16. II. 1922. — Rob. E. und Th. C. E. Fries n. 1623 und 1632).

Verbreitung: Tropisches Ost- und Westafrika; Comoren.

Crassocephalum picridifolium (DC.) S. Moore l. c. p. 212. — Kenia Colony: Nieri auf feuchten Stellen, ca. 1700 m ü. d. M. (blühend 5. III. 1922. — Rob. E. und Th. C. E. Fries n. 2163). — Mt. Kenia: Westseite bei Forest Station auf feuchtem Boden, 2300 m ü. d. M. (mit Blüten 26. XII. 1921. — n. 340).

Verbreitung: Tropisches Afrika; in Südafrika auch ausserhalb der Tropen.

Crassocephalum vitellinum (Benth.) S. Moore l. c. p. 212. — Kenia Colony: Nieri auf nassem Boden, ca. 1700 m ü. d. M. (mit Blüten und Früchten 18. XII. 1921. — ROB. E. und TH. C. E. FRIES n. 74). — Mt. Kenia: Westseite bei Coles Mill, feuchte Stellen der Steppe, ca. 2000 m ü. d. M. (blühend Mitte Jan. 1922. — n. 1009 und 1073).

Verbreitung: Tropisches Ost- und Westafrika.

Cineraria kilimandscharica Engl. in Hochgebirgsfl. trop. Afrika p. 439 (1892). — Mt. Kenia: Westseite in der unteren Bambusregion am Rande der Bambusdickichte, ca. 2500 m ü. d. M. (blühend und fruchtend 27. I. 1922. — ROB. E. und TH. C. E. FRIES n. 1201); untere alpine Region in Felsenritzen, ca. 3300 m ü. d. M. (mit Blüten und Früchten 4. II. 1922. — n. 1201 *a*). — — Mt. Aberdare: Sattima in der *Hagenia*-Region, epiphytisch auf *Hagenia*-Bäumen wachsend, ca. 3000 m ü. d. M. (blühend und fruchtend 21. III. 1922. — n. 2459). — Mt. Elgon: ca. 3000 m ü. d. M. (blühend Febr. 1926. — H. GRANVIK n. 163, 164 und 165).

Sehr variierend in der Blütengrösse; die höher auf den Bergen wachsenden Exemplare trugen grössere Köpfchen.

Verbreitung: Gebirge des tropischen Ostafrika.

Cineraria laxiflora R. E. Fr. n. sp. (Taf. 7, Fig. 2). — Planta 0,5 m alta (vel verosimiliter altior); caulis primo pilis crispulis cellularibus albis vestitus, mox glabrescens, basin versus lignescens et plus minus rubescens, 1—2 mm crassus; internodia 1—4 cm longa. Foliorum petiolus vulgo circ. 2 (1—4) cm longus, laxe pilosus, basin versus in auriculis plus minus triangularibus 2—5 mm latis ampliatus; lamina 2—3,5 cm longa, 1—3 cm lata, membranacea, utrinque laete viridis et in nervis pilosa, supra glabrescens, rotundato-ovata, acuta, basi vulgo truncata vel interdum cordata, in petiolum anguste decurrens, margine basi excepta dentata, dentibus rotundato-deltoideis apiculatis, 1—1,5 mm altis, interdum paulo majoribus et invicem dentatis sed lamina haud lobata; folia superiora decrescentia angustiora, petiolus latius alatus, lamina ovato-lanceolata, saepe basi pinnato-lobata. Inflorescentia laxissima, corymbosa, paucicapitulata (capitulis usque ad 10 sed vulgo paucioribus), ramis valde elongatis curvato-adscendentibus, usque ad 20 cm longis; bracteae deltoideo-subulatae, auriculis dentatis amplectentes; pedicelli capitulorum 2—6 cm longi, sursum clavati, paulo lanuginosi, bracteati, bracteis lanceolato subulatis, in calyculum capituli transeuntibus. Capitula heterogama; involucri foliola 13—14 oblonga acuta, paulo lanuginosa vel subglabra (marginibus scariosis), 5—6 mm longa, 1 mm lata; ligulae circ. 12, flavae, 7 mm longae, 1,75 mm latae; flores disci numerosi, 4—5 mm longi. Achaenia obovata, applanata, basi et apice rotundata, laevia, nigra, margine lato aurantiaco glabro omnino cincta, 2,5 mm longa, 1,5—1,75 mm lata.

Mt. Aberdare: Ostabhang des Sattima in Gebüschen von *Cliffortia aequatorialis*, ca. 3000 m ü. d. M. (blühend und fruchtend 17. III. 1922. — ROB. E. und TH. C. E. FRIES n. 2651). Typus in herb. Upsal.

Die Art ist charakterisiert durch grob gezähnte, aber nicht gelappte Blätter mit gewöhnlich quer gestutzter Basis, durch sehr undichte, von nur we-

nigen Blütenköpfchen gebildeten Blütenständen, durch lange Blütenkopfstiele und ganz nackte, breitflügelige Achaenien. Nach der Beschreibung von *Cineraria mazoensis* S. Moore (Journ. Bot. 46 S. 43. 1908) zu urteilen, gleicht *laxiflora* am meisten dieser Art, aber hat nicht gefiederte Blätter, ihr fehlen auch die Wollbehaarung auf der Unterseite der Blätter nnd die Borsten auf den Achaenien.

Cineraria densiflora R. E. Fr. n. sp. (Taf. 7, Fig. 1). — Herba 0,5 m alta, erecta, basi suffrutescens; caules simplices vel apicem versus ramosi, etiam novelli glabri, teretes, nitidi. Folia omnino glabra; petiolus 2—3,5 cm longus, basi in auriculis semiorbicularibus dentato-incisis 5—10 mm latis ampliatus; lamina membranacea, rotundato-cordata, angulata, acuta, basi sinu lato rotundato cordata, margine leviter lobata (lobis ad 8 mm altis sed vulgo brevioribus, grosse et acute dentatis), 2—4 cm longa et lata; folia superiora saepe lyrato-lobata. Inflorescentiae densissimae, in caule et ramibus terminales, corymbosae, usque ad 15 cm diametientes, multicapitulatae; pedicelli capitulorum graciles glaberrimi curvato-adscendentes 5—10 mm longi, praecipue apicem versus bracteolis densis lineari-lanceolatis 1—2 mm longis instructi. Capitula heterogama; involucrum campanulatum, 3,5—4 mm altum, foliola circ. 12, oblonga vel linearioblonga, acuta, glabra, 0,75—1 mm lata, marginibus anguste scariosis; flores radii 6—8, corollae tubus angustissimus, lamina elliptica, 4—4,5 mm longa, 2—2,5 mm lata; flores disci numerosi, 3—3,5 mm longi. Achaenia applanata, oblanceolatato-oblonga, basin versus paulo angustata, glabra et laevia, nigra et margine angusto aurantiaco cincta, 2 mm longa, 0,75—1 mm lata; achaenia centralia angustiora, plus minus trigona.

Mt. Kenia: Nordseite bei dem Kongoni-Fluss im unteren Teil des montanen Regenwaldes auf abgebranntem Boden (blühend und fruchtend 13. III. 1922. — Rob. E. und Th. C. E. Fries n. 1555).

Von *kilimandscharica*, der die neue Art nahesteht, unterscheidet sie sich vor allem durch kleinere Blütenköpfchen, die in so dichten und reichverzweigten Infloreszenzen zusammenstehen, dass die einzelnen Köpfchen am gepressten Exemplar einander überdecken. Ausserdem sind die Hüllschuppen kürzer, die Achaenien kürzer und vor allem schmäler und ohne Borsten; die zentralen Achaenien sind nicht scheibenförmig abgeplattet, im Durchschnitt eher dreikantig.

Emilia integrifolia Bak. in Kew Bull. 1895 p. 69; Garabedian in Kew Bull. 1924 p. 141. — Mt. Elgon: in dem Urwald, 2700 m ü. d. M. (blühend Apr. 1926. — H. Granvik n. 201, 202). — Kenia Colony: Gwonongween bei der Eisenbahnstation Lumbwa, ca. 2000 m ü. d. M. (blühend 26. IX. 1922. — Fräulein Carlborg n. 30).

Verbreitung: tropisches Ostafrika von der Kenia-Kolonie nach dem Nyassaland; SW-Afrika.

Emilia kikuyorum R. E. Fr. n. sp. — Herba annua, gracilis, radice tenui brevi instructa; caulis erectus, 15—30 cm altus, sparse ramosus, ramis stricte erectis, pilis minutissimis laxissimis albidis instructus. Folia membranacea,

utrinque pilis laxis brevibus vestita vel subglabra, basilia (mox evanescentia) rotundato-elliptica, 0,5—1,5 cm longa, in petiolum gracilem 3—7 mm longum angustata; folia caulina laxa, basi lata sed vix amplectente sessilia, oblanceolata, oblonga vel lineari-oblonga, obtusa, integra, marginibus revolutis, 2—4 cm longa, ad 7 mm lata; folia summa laxiora, linearia, acuta, 0,5—2 cm longa. Capitula pauca (ad 5); pedunculi gracillimi, ad 12 cm longi, secundarii primarium superantes; involucri campanulato-cylindrici foliola 8, linearia vel lineari-oblonga, acuta (apicibus nigris), multistriata, minute et laxissime puberula, 7—8 mm longa et 0,75—1 mm lata, demum reflexa. Flores omnes tubulosi, cremeo-ochroleuci, involucrum paulo excedentes; corolla anguste cylindrica, sursum parum ampliata, circ. 6 mm longa, apice in lobos erectos lineari-oblongos circ. 1 mm longos incisa; stigmata appendice anguste conico brevi (crassitudinem ramorum styli longitudine subaequante) terminata. Achaenia atropurpurea, striata, glabra, oblongo-cylindrica, 1,75—2 mm longa.

Mt. Kenia: Westseite bei Forest Station auf der Steppe, 2300 m ü. d. M. (blühend und fruchtend 25. XII. 1921. — ROB. E. und TH. C. E. FRIES n. 302). Typus speciei in herb. Upsal.

Die Art scheint mir *Emilia debilis* S. Moore (Journ. Linn. Soc. 37 S. 172. 1905) am nächsten zu stehen, weicht aber ab durch das Vorkommen von lang gestielten, oval gerundeten Blättern unten an der Stambasis, durch spitze Hüllschuppen, sahneweisse Blüten und nackte Achaenien. S. MOORE, der liebenswürdigst unser Kenia-Material mit dem Originalexemplare von *debilis* verglichen hat, teilt mir ebenfalls mit, dass eine ganz getrennte Art vorliegt. Die Art scheint innerhalb des Kikuyu-Gebietes verbreitet zu sein (daher der Name), denn nach der Mitteilung von S. MOORE findet sich im British Museum (Natural History), London, ein unbestimmtes Exemplar derselben Art aus »Kikuju», das von F. J. JACKSON gesammelt worden ist, und ausserdem im Kew-Herbarium ein gleichfalls unbestimmtes von der Nordseite des Kenia (Liki river; BATTISCOMBE n. 1313).

Notonia abyssinica A. Rich. Fl. Abyssin. I p. 444, t. 59 (1847); Oliv & Hiern in Oliv. Fl. trop. Afr. III p. 407 (1877). — Mt. Kenia: Westseite, zwischen Nieri und dem Kenia in trockenem Steppengebüsch, ca. 2000 m ü. d. M. (blühend 22. XII. 1921. — ROB. E. und TH. C. E. FRIES n. 268). Ca. 7 dm hoch, fleischig; Blüten lackrot. — Kenia Colony: Ukamba (1912—13. — G. LINDBLOM).

Verbreitung: Tropisches Ostafrika von Abessinien nach dem Nyassaland.

Notonia Grantii Oliv. & Hiern l. c. p. 407 (1877). — Mt. Kenia: Westseite bei Forest Station auf trockenem Abhang, 2300 m ü. d. M. (blühend 28. XII. 1921. — ROB. E. und TH. C. E. FRIES n. 430). Blüten feuerrot.

Verbreitung: Abessinien, Somalland, Harar, Leikipia-plateau, Deutsch-Ostafrika. — Das Originalexemplar der Art habe ich nicht gesehen, das gesammelte Material stimmt jedoch mit mehreren im Berliner Herbarium aufbewahrten und von HOFFMANN als *Grantii* bestimmten Exemplaren gut überein.

Notonia petraea (Muschl.) R. E. Fr. nov. comb. — Syn.: *Senecio petraeus* Muschler in Engl. Jahrb. 43 p. 70 (1909). — Mt. Kenia: Nordwestseite in der

Nähe vom Liki river auf trockenen, sonnigen Stellen (blühend 11. II. 1922. — ROB. E. und TH. C. E. FRIES n. 1456). — Kenia Colony: Ukamba (1911—12. — G. LINDBLOM).

Verbreitung: Bisher vom Uluguru (Felsenabhängen bei Pembacuto; BUSSE n. 291) bekannt. Mit diesen Exemplaren stimmt das Material ausgezeichnet überein; die Blüten sind jedoch an dem Kenia-Material ein paar mm kürzer. Die Art wird von MUSCHLER in die Gattung *Senecio*, Subgenus *Notonia*, gestellt.

Senecio discifolius Oliv. in Trans. Linn. Soc. 29 p. 100 (1873). — Kenia Colony: Nieri auf trockenem, grasbedecktem Boden, ca. 1700 m ü. d. M. (blühend 20. XII. 1921. — ROB. E. und TH. C. E. FRIES n. 194); Machacos, in Äckern (blühend Apr. 1920. — G. LINDBLOM). — Mt. Kenia: Nordostseite bei Meru auf *Themeda*-Steppe (mit Blüten und Früchten Mitte Febr. 1922. — n. 1515). — Mt. Elgon: ca. 2500 m ü. d. M. (blühend Apr. 1926. — H. GRANVIK n. 293).

Verbreitung: Nördliches tropisches Ostafrika.

Früchte, die ich am Kenia sammelte, wurden im Bergianischen Garten bei Stockholm aufgezogen; die Art wird dort nunmehr im Freien als einjährige Pflanze gebaut und liefert jährlich reife Früchte.

Senecio Hochstetteri Sch. Bip. ex A. Rich. Fl. Abyssin. I. p. 435 (1847). — Mt. Kenia: Westseite bei Forest Station auf grasbedeckter Lichtung im montanen Regenwald 2300 m ü. d. M. (blühend 28. XII. 1921. — ROB. E. und TH. C. E. FRIES n. 414); zwischen Forest Station und dem Rongai-Fluss auf Grassteppe und am Rande von Steppengebüschen, 2000—2300 m ü. d. M. (blühend 12. I. 1922. — n. 859).

Verbreitung: Untere Teile der Gebirge des nördlichen tropischen Ostafrika.

Senecio Roberti-Friesii K. Afz. in Acta Horti Bergiani Bd. 8 p. 129 (1924), nomen nudum; Svensk Botan. Tidskr. 19 p. 420 (1925). — Mt. Kenia: Westseite in der oberen Bambusregion an einem Bach, ca. 2800 m ü. d. M. (blühend 1. II. 1922. — ROB. E. und TH. C. E. FRIES n. 1355).

var. **subcanescens** K. Afz. in Svensk Botan. Tidskrift 19 p. 421 (1925). — Mt. Aberdare: auf der Hochsteppe an einem Bach, ca. 3000 m ü. d. M. (blühend und fruchtend 13. III. 1922. — n. 2355).

Die Art und die Varietät sind nur von den angeführten Fundorten bekannt. Die Hauptart wurde im Jahre 1922 aus mitgebrachten Früchten im Bergianischen Garten gezogen und während einiger Jahre dort gezüchtet.

Senecio Sattimae K. Afz. l. c. p. 421 (1925). — Mt. Aberdare: auf dem Gipfel des Sattima in der oberen alpinen Region, ca. 4000 m ü. d. M. (blühend 21. III. 1922. — ROB. E. und TH. C. E. FRIES n. 2355 *a*).

Verbreitung: Nur von diesem Fundort bekannt.

Senecio Theodori K. Afz. l. c. p. 422 (1925). — Mt. Kenia: Westseite in der Nähe der Forest Station auf offener Grassteppe (*Themeda*-Assoziation)

in der montanen Regenwaldregion 2300 m ü. d. M. (blühend Anfang Jan. 1922. — ROB. E. und TH. C. E. FRIES n. 665).

Verbreitung: Bisher nur in diesen Exemplaren bekannt.

Senecio Platzii Volkens et Muschl. in Engl. Jahrb. 43 p. 67 (1909). — Mt. Kenia: Westseite, Bachufer an der Grenze zwischen der oberen und unteren alpinen Region, ca. 3500 m ü. d. M. (blühend 2. II. 1922. — ROB. E. und TH. C. E. FRIES n. 1375).

Verbreitung: Die Art ist früher vom Kilimandscharo (Kibo, 4000—4500 m; MEYER n. 51) und vom Meru-Gipfel (4700 m; UHLIG n. 604) angegeben worden. Mit diesen Exemplaren im Berliner Herbarium stimmt das Kenia-Material gut überein. Es zeigt nur einen etwas höheren Wuchs (20—40 cm), ist aber auf einem etwas niedrigeren Niveau gesammelt worden. Die Art gleicht sehr *S. Purtschelleri* Engl., hat aber nur röhrenförmige Blüten. Dieses wichtige Kennzeichen ist indessen in der Artdiagnose nicht erwähnt.

Senecio roseiflorus R. E. Fr. n. sp. — Herba (vel frutex) 1—1,7 m alta, ramosa; rami erecti, ad inflorescentiam foliosi, pilis cellularibus crispulis glanduliferis dense vestiti; internodia vulgo brevissima. Folia (exsiccata) rigide membranacea, sordide viridia et plus minus nigrescentia, utrinque dense glanduloso-pilosa, sessilia, e basi lata et amplexicauli apicem acutum et saepe recurvatum versus sensim angustata, margine vulgo plus minus revoluta, dentata (dentibus late triangularibus) vel sinuato-lobulata (lobis ad 7 mm altis triangularibus crenulatis), ad 15 cm longa et 4 cm lata, apicem versus caulium decrescentia. Inflorescentia terminalis, corymbosa, 5—15 cm diam.; rami et pedunculi capitulorum erecti stricti, dense glanduloso-pilosi; pedunculi longitudine valde variabiles (0,5—4 cm longi), bracteis nonnullis linearibus $^1/_2$—1 cm longis instructi. Capitula heterogama; involucrum campanulatum, basi bracteolis linearibus 4—5 mm longis instructum; foliola 12—14, lineari-oblonga, acuta, 8—9 mm longa, 1—1,5 mm lata, extus dense glanduloso-pilosa. Flores rosei, radii ♀, tubus corollæ 4—6 mm longus, ligula circ. 1 cm longa, 2,5—3,5 mm lata; flores disci ♀, corolla 7—8 mm longa. Achaenia cylindrica, striata, glabra, 2,2 mm longa.

Mt. Aberdare: Sattima im unteren Teil der alpinen Region (blühend und fruchtend 19—21. III. 1922. — ROB. E. und TH. C. E. FRIES n. 2442 und 2609). Typus speciei: n. 2442 in herb. Upsal.

Eine bemerkenswerte *Senecio*-Art, die der auf dem Kilimandscharo vorkommenden *cyaneus* O. Hoffm. entspricht. Bei letzterer fehlen jedoch die zungenförmigen Randblüten und ihre Blütenköpfchen stehen in Rispen, nicht in Trugdolden wie bei der Aberdare-Art.

Senecio sotikensis S. Moore in Journ. Linn. Soc. Bot. 35 p. 357 (1902). — Mt. Elgon (1920. — H. GRANVIK); ibid. (DUMMER n. 3324 in herb. Berol.; det. J. MATTFELD).

Verbreitung: Ist übrigens nur vom Originalfundort, Sotik, östlich vom Victoria-See, bekannt.

Senecio ruwenzoriensis S. Moore in Journ. Linn. Soc. Bot. 35 p. 355 (1902); Rob. E. Fries in Wissensch. Ergebn. d. Schwed. Rhodesia-Congo-Exp. 1911—12, Bd. I p. 345 (1916). — Mt. Kenia: Nordseite bei dem Kongoni river in Bachfurchen der Steppe (verblüht 13. II. 1922. — ROB. E. und TH. C. E. FRIES n. 1559). — Kenia Colony: Gwonongween bei Lumbwa auf *Acacia*-Steppe, ca. 2000 m ü. d. M. (blühend 18. IV. 1922. — n. 2849).

Verbreitung: Die Art ist vom Rusisi-Tal, vom Ninagongo und dem Ruwenzori und von den angrenzenden Teilen Ugandas bekannt.

Senecio Hageniae R. E. Fr. n. sp. (Taf. 8). — Frutex circ. 1,7 m altus, ramosus; rami primo albo-lanuginosi, mox glabri, striati; internodia 0,5—1,5 cm longa. Foliorum lamina rigide membranacea, lanceolata, basi sensim longeque in petiolum 1—1,5 cm longum anguste alatum et basi stipulis utrinque 2—3 spathulatis vel lanceolatis instructum angustata, apice sensim et longissime angustata, acuta, margine (basi integra excepta) regulariter serrata (serraturis 1—2 mm altis, 2—4 mm latis), novella tenuiter albo-lanuginosa, mox plus minus glabrescens et supra glaberrima, subtus pallidiora, glabra vel minute araneosa, 8—12 cm longa, 2—3,5 cm lata; costa et nervi secundarii utrinque 12—16 supra plani, subtus elevati, subferruginei. Inflorescentia paucicapitulata, corymbosa, in ramis terminalis, breviter pedunculata et foliis valde superata, 5—6 cm lata; pedunculi capitulorum glabri, 4—6 mm longi, bracteolis lanceolatis scariosis dense vestiti. Capitula anguste campanulata, heterogama radiata; involucri foliola 8 glabra, margine hyalina, 5 mm longa, 0,75—1,25 mm lata; flores flavi, radii ♀ circ. 7, tubus 3—3,5 mm longus, ligula 4—5 mm longa, 1 mm lata; flores disci tubulosi ♂ circ. 11, corolla 7 mm longa, antherae 2—2,5 mm longae, basi filiformi-caudatae, germen 1,25—1,5 mm longum, glabrum, ovoideum, subcompressum, stigmata truncata.

Mt. Aberdare: Auf den Abhängen des Kinangop-Gipfels in der *Hagenia*-Region, etwa 3000 m ü. d. M. (blühend 2. IV. 1922. — ROB. E. und TH. C. E. FRIES n. 2699). Typus in herb. Upsal.

Die Art steht *Senecio psiadioides* O. Hoffm. (Engl. Jahrb. 30 S. 436. 1901) vom Kingagebirge nahe. Schon im Habitus unterscheidet sich *S. Hageniae* jedoch von dieser durch längere und verhältnismässig schmälere, gröber gezähnte Blätter mit mehr verschmälerter Basis und vor allem lang ausgezogener Blattspitze und durch weniger verzweigte Infloreszenzen, die kurzgestielt und unten zwischen den Blättern verborgen sind.

Senecio Mattfeldii R. E. Fr. nov. nom. — Syn.: *Senecio elgonensis* Mattf. in Engl. Jahrb. 59, Beibl. 133 p. 32 (1924), non Th Fr. jr in Svensk Bot. Tidskr. 17 p. 229 (1923). — Mt. Elgon: (1920. — H. GRANVIK); ibid., 4000 m ü. d. M. (blühend Febr. 1926. — H. GRANVIK n. 98, 99 und 100); ibid., Bergabhänge, 3900 m ü. d. M. (mit Blüten 12. VI. 1920. — G. LINDBLOM).

Verbreitung: Mt. Elgon. — Die Exemplare stimmen mit dem Originalexemplar (DUMMER n. 3323) ganz überein.

Senecio rhammatophyllus Mattf. l. c. p. 32 (1924). — Mt. Elgon (1920. — H. GRANVIK); ibid., Gebirgsabhang, ca. 4000 m ü. d. M. (blühend 12. VI. 1920. — G. LINDBLOM).

Verbreitung: Bisher nur in den DUMMERschen Exemplaren (n. 3333) vom Elgon bekannt.

Senecio Moorei R. E. Fr. n. sp. — Frutex erectus, ramosus, 1,5—2 m altus; rami sulcato-striati, primo lanuginosi, dein glabrescentes. Folia membranacea, primo albo-lanuginosa, glabrescentia, anguste lanceolata vel lanceolata, acuta, denticulata, subsessilia vel in petiolum brevem alatum vaginantem angustata (vaginis utrinque auricula semiorbiculata et ad medium digitatim lobulata ornatis), 5—12 cm longa et 0,8—2 cm lata. Inflorescentia folia conspicue superans, corymbosa, multicapitulata, ad 15 cm diam.; pedunculi erecti, paulo araneosi, 1—2 cm longi, bracteolati, bracteolis linearibus obtusis ciliatis sursum obscuris 4—7 mm longis, in calyculum transeuntibus. Capitula heterogama; involucrum campanulatum, 6—8 mm altum; foliola circ. 13, glabra vel parce lanuginosa, lineari-oblonga et scarioso-marginata, apice obtusiusculo nigro pubescente terminata. Flores flavi, radii circ. 13, corollae tubus 3—4 mm longus, ligula oblonga 7—9 mm longa; florum disci corolla 5—7 mm longa, ad medium tubuloso-cylindrica, dein ampliata. Achaenia (vix matura) cylindrica, 3 mm longa, setis minutis (sub lente valido solum conspicuis) adpressis in lineis 10 ordinatis vestita.

Mt. Kenia: Westseite in der oberen Bambusregion, an Bachufern und in Teppichen von *Alchemilla Roberti* wachsend, ca. 2800 m ü. d. M. (31. I. 1922. — ROB. E. und TH. C. E. FRIES n. 1323). — Mt. Aberdare: Ostseite auf Lichtungen in dem montanen Regenwald, ca. 2300 m ü. d. M. (12. III. 1922. — n. 2204); ibid. in der oberen Bambusregion (16. III. 1922. — n. 2529). Typus speciei: n. 1323 in herb. Upsal.

Am nächsten ist diese für die Wald- und besonders die Bambusregion so bezeichnende Art vom Kenia-Aberdare mit *Senecio Steudelii* Sch. Bip. aus Abessinien verwandt. Von dieser unterscheidet sich die neue Art durch mehr lanzettförmige, kürzere Blätter und durch kleinere und schmälere Blütenköpfchen. S. MOORE hat liebenswürdigst ein Exemplar vom Kenia mit dem *Senecio*-Material im Natural History Museum in London und im Kew-Herbarium verglichen und kommt zum Schluss, dass eine neue Art vorliegt. Er teilte ferner mit, sie scheine identisch zu sein mit einer noch unbestimmten *Senecio*, die von BROWNE auf dem Kenia (12000 Fuss ü. d. M.) gesammelt worden ist. Dieses Exemplar war jedoch viel kleiner und versehen mit kleineren Blättern und Blütenköpfchen. — Die Art ist nach Mr. S. MOORE benannt worden, der in so eminentem Grade zur Kenntnis der Compositen Afrikas beigetragen hat.

Senecio aequinoctialis R. E. Fr. n. sp. — Herba perennis, parce ramosa, 15—30 cm alta; caulis erectus vel adscendens, laxe albido-araneosus, viridis vel saepe plus minus rubescens, 1—2 mm crassus. Folia (exsiccata) chartacea, vulgo laete viridia, lineari-oblanceolata, obtusa, inferiora in petiolum latum basi vaginantem sensim angustata, intermedia et superiora sessilia amplexicaulia et auriculis minutis instructa, marginibus revoluta, integra vel vulgo obtuse et irregulariter dentata, interdum (quoad folia intermedia) utrinque lobis singulis vel binis oblongis ad 5 mm longis instructa, laxe araneosa et (praesertim supra) plus minus glabrescentia, 3—5 cm longa et 2—8 mm lata, superiora sensim

decrescentia; nervus medius subtus prominens latus, secundarii inconspicui. Inflorescentia terminalis corymbosa, paucicapitulata (capitulis 1—6), ad 3 cm diam., ramulis stricte erectis; pedunculi 1 usque ad 8 cm longi, sursum bracteolis circ. 5 mm longis apice nigris instructi. Capitula heterogama, basi bracteolis 2—3 mm longis linearibus apice nigris calyculata; involucrum campanulatum, 6—7 mm altum, 7—8 mm diam.; foliola circ. 20, lineari-oblonga, glabra, acuta, 0,5—1 mm lata, scarioso-marginata. Flores flavi, radii circ. 13, corollae tubus 3—3,5 mm longus, ligula 8—9 mm longa et 1,5—2,5 mm lata; florum disci corolla 4—5 mm longa, circ. ad medium anguste cylindrica, dein paulo ampliata; achaenia (vix matura) applanata, lineari-oblonga, striata et brevissime albido-hirsuta, 2,5 mm longa.

Mt. Aberdare: Ostseite des Sattima-Gipfels auf der Hochebene, ca. 3000 m ü. d. M. (13. III. 1922. — Rob. E. und Th. C. E. Fries n. 2360); ibid. in der alpinen Region in *Alchemilla*-Assoziation (19—21. III. 1922. — n. 2360 *a* und 2678). Typus speciei: n. 2360 in herb. Upsal.

Die Art schliesst sich dem *Senecio Unionis* Sch. Bip. an; sie wächst aber nicht rasenförmig. Bezeichnend für sie ist ferner das Vorkommen einer Spinngewebsbehaarung auf den Sprossachsen und Blättern. Die letzteren sind ausserdem breiter, und die äusseren Hüllschuppen sind weniger spitz und nach oben zu schwarz.

Senecio sympodialis R. E. Fr. n. sp. (Taf. 10, Fig. 1—2). — Herba humilis; caulis decumbens, parce ramosus, 5—10 cm longus, 2—4 mm diam., dense foliosus et in parte vetustiore basibus foliorum siccorum vestitus, radices numerosas fibrosas emittens; internodia ad 3 mm longa, vulgo breviora. Folia (exsiccata) rigida, glabra et plus minus nitida, sordide viridia, interdum paulo rubescentia, curvato-erecta, lineari-spathulata, obtusa, basin vaginantem versus sensim angustata, margine plus minus revoluta, integra vel dentibus minutis perpaucis instructa, 2—3 cm longa, in triente superiore 2—5 mm lata; nervus medius supra paulo impressus, subtus planus vel prominulus, nervi secundarii inconspicui. Scapus simplex, monocephalus, caulem terminans, e basi curvata erectus, glaber, 4—8 cm altus, deorsum laxe, sursum densius bracteatus; bracteae in bracteolas involucri sensim transeuntes, lineari-lanceolatæ vel lineares, obtusiusculae, apice vulgo obscurae, superiores 4—5 mm longae et circ. 1 mm latae; involucrum glabrum, turbinato-campanulatum, 8—9 mm altum, foliola circ. 20, linearia, acuta, scarioso-marginata. Flores radii circ. 18, involucrum multo excedentes, aurei; corollae tubus 3,5 mm longus, ligula oblonga, 8—9 mm longa et 2—2,5 mm lata; germen 1,3 mm longum, puberulum. Flores disci tubulosi numerosi; germen puberulum, 1,5 mm longum, striatum, pappo 4 mm longo coronatum; corollae 5 mm longae puberulae dimidia pars inferior cylindrica, pars superior ventricoso-inflata.

Mt. Aberdare: Auf dem Gipfel der Sattima-Höhe, auf Fliesserde in der oberen alpinen Region, ca. 4000 m ü. d. M. (blühend 21. III. 1922. — Rob. E. und Th. C. E. Fries n. 2581); Sattima in der alpinen Region (19. III. 1922. — n. 2904). — Typus speciei: n. 2581 in herb. Upsal.

Eine durch ihr Wachstum gut gekennzeichnete Art. Am niederliegenden und kriechenden Spross stehen alle Blätter senkrecht nach oben; er trägt an seiner Spitze die nur mit rudimentären Blättern versehene Infloreszenzachse, die

ebenfalls senkrecht nach oben gerichtet ist. An der Basis des Blütenköpfchenstieles entspringt ein achselständiger Spross, der die kriechende vegetative Achse fortsetzt: es wird ein schönes und typisches Sympodium gebildet. Die Köpfchen mit ihren langen Randblüten zeigen eine gewisse äussere Ähnlichkeit mit einem *Leontodon*.

Systematisch steht *Senecio sympodialis* zweifellos der *Meyeri-Johannis* Engl. vom Kilimandscharo nahe, von der sie sich durch die ganzen Blätter, die Nacktheit, die Blattform u. a. m. unterscheidet.

Senecio keniophytum R. E. Fr. n. sp. (Taf. 9, Fig. 1). — Herba perennis subcarnosa, 10—20 cm alta, e basi ramosa; rami adscendentes vel erecti, simplices vel parce ramosi, usque ad inflorescentiam dense foliosi, basi 3—6 mm diam., primo albido-araneosi, dein glabrescentes et nitidi. Folia (exsiccata) chartacea, utrinque persistenter albido-araneosa, striis et punctis pellucidis dense instructa, anguste oblanceolata, obtusa, basin versus sensim longeque in petiolum latum et vagina caulem amplectentem angustata, supra medium leviter serrata (serraturis vix 1 mm altis et 1—3 mm latis), petiolo incluso 3—7 cm longa, 0,5—1 cm lata. Inflorescentia terminalis, corymbosa, 2—3(—5)-capitulata; pedunculi capitulorum 0,5—1,5 cm longi, araneosi. Capitula heterogama, cum floribus circ. 1 cm alta et 1,8—2 cm diam.; involucrum densiuscule albido-lanuginosum, basi bracteolis linearibus 0,5 mm latis apice atropurpureis et involucro paulo brevioribus calyculata; foliola circ. 13, oblonga vel lineari-oblonga, obtusiuscula, scarioso-marginata, apice saepe plus minus sphacelata, 6—7 mm longa et 1—2 mm lata. Flores radii lutei; corollae tubus 3 mm longus, ligula 5 mm longa et 1,5—2 mm lata. Florum disci corolla flava, 4,5 mm longa, fere ad medium anguste cylindrica, dein subito ampliata, apice 5-dentata, dentibus circ. 0,5 mm longis atropurpureis. Achaenia immatura 1,75 mm longa, glabra, pappo 4—5 mm longo candido coronata.

Mt. Kenia: Westseite, obere alpine Region in der Nähe der Vegetationsgrenze, ca. 4400 m ü. d. M. (blühend 5. II. 1922. — Rob. E. und Th. C. E. Fries n. 1414). — Typus speciei in herb. Upsal.

Die Art steht *Senecio Purtschelleri* Engl. am nächsten, und sie scheint eine auf dem Kenia vorkommende Parallelart zu jenem Kilimandscharotypus zu bilden. Sie hat eine reichlichere Spinngewebsbehaarung als *Purtschelleri*, und die Blätter sind weniger oder gar nicht herablaufend. Die Blütenköpfchen in den Infloreszenzen sind spärlicher, kleiner und enthalten kleinere Blüten.

In der alpinen Region des Kenia wurden noch drei andere *Senecio*-Typen angetroffen, die im Habitus, sowohl hinsichtlich der Behaarung, als auch namentlich der ganzen Wachstumsart, so weit von dem soeben beschriebenen abwichen, dass ich anfangs glaubte, hier lägen verschiedene Arten vor. Eine genauere Untersuchung zeigte jedoch, dass die Blütenköpfchen nicht die geringsten Abweichungen zeigten, und dass das reichliche, von allen vier Typen heimgebrachte Material gewisse Übergangsformen enthielt. Daher scheint es mir erwiesen, dass wir hier nur eine Art vor uns haben, die für den Kenia charakteristisch ist und stark variiert. Als Haupttypus betrachte ich die aufrechte, verhältnismässig hochgewachsene Form, die wohl auch als die ursprünglichste angesehen werden kann. Stark verkürzte, mehr oder weniger nieder-

liegende Achsen kennzeichnen die drei anderen, welche hier als Varietäten angeführt werden:

var. **decumbens** R. E. Fr. nov. var. (Taf. 9, Fig. 2). — Differt ramis brevioribus, 3—5 vel rarius usque ad 10 cm longis, decumbentibus, apice plus minus adscendentibus. Folia margine revoluta.

Mt. Kenia: Westseite, obere alpine Region in der Nähe eines kleinen Teiches auf Fliesserde, etwa 4300 m ü. d. M. (blühend 5. II. 1922 — n. 1403).

Schliesst sich am nächstem dem Haupttypus an. Die Behaarung ist dieselbe, das Wachstum jedoch ungleich.

var. **candido-lanatus** R. E. Fr. nov. var. (Taf. 9, Fig. 3—4). — Rami breves decumbentes vel apicem versus adscendentes; caules, folia et involucrum dense candido-lanata.

Mt. Kenia: Westseite, obere alpine Region in der Nähe der Vegetationsgrenze auf winderodierter Fliesserde, ca. 4400 m ü. d. M. (blühend 5. II. 1922. — n. 1408).

Im Wuchs der vorigen sehr ähnlich, aber durch das dichte, weisse wollige Haarkleid gekennzeichnet.

var. **glabrior** R. E. Fr. nov. var. (Taf. 9, Fig. 5—6). — Rami breves decumbentes et apice adscendentes; caules (praecipue basin versus), petioli costaque foliorum plus minus rubescentes. Folia angustiora (vulgo circ. 3—7 mm lata), supra glabra, subtus albido-tomentosa, margine revoluta.

Mt. Kenia: Westseite, obere alpine Region auf Fliesserde, ca. 3800 m ü. d. M. (blühend 2. II. 1922. — n. 1362).

Ein von den übrigen Varietäten mehr abweichender Typus, an allen Teilen weniger behaart, die Oberseite der Blätter sogar kahl. Die Blätter sind ausserdem schmäler und wie die Sprossachsen an der Basis auffallend rotgefärbt.

Senecio caryophyllus Mattf. in Engl. Jahrb. 59, Beibl. 133 p. 33 (1924). — Mt. Elgon, 3800 m ü. d. M. (blühend und fruchtend Febr. 1926. — H. GRANVIK n. 188 und 189).

Verbreitung: Die Art ist vorher nur auf dem Elgon gesammelt, auf Sumpfwiesen am Krater 4100 m ü. d. M. (DUMMER n. 3308).

Senecio sarmentosus O. Hoffm. in Engl. Jahrb. 20 p. 236 (1894). — Mt. Kenia: Westseite bei Coles Mill, in Gebüsch bis Mannshöhe kletternd ca. 2000 m ü. d. M. (blühend 17. I. 1922. — ROB. E. und TH. C. E. FRIES n. 1038); Forest Station, im montanen Regenwald mehrere Meter hoch kletternd 2300 m ü. d. M. (steril 13. I. 1922. — n. 896). Nordostseite, Meruforest in Gebüsch (in beginnendem Blühen Mitte Febr. 1922. — n. 1652). Blüten gelb.

Verbreitung: Usambara, Kilimandscharo, Massai-Hochland (Mau-plateau; BAKER n. 112).

Senecio bambuseti R. E. Fr. n. sp. — Ad 3—4 m (vel ultra?) scandens; internodia ad 15 cm longa, striata, albo-lanata vel plus minus glabre-

scentia. Folia disticha; petiolus 3—7 cm longus, basi haud auriculatus, irritabilis et volubilis, albo-lanuginosus; lamina membranacea, valde discolor, ovata vel rotundato-ovata, basi 0,5—1 cm alte cordato incisa (incisura acuta), apice acuta vel obtusiuscula, margine subregulariter dentata (dentibus glanduloso-apiculatis), supra primo lanuginosa, mox glabrescens, subtus in tota superficie persistenter dense albo-tomentella, 7—12 cm longa, 5—9 cm lata; nervi ex apice petioli 7—9 exeuntes, supra subplani, subtus elevati. Inflorescentiae terminales vel axillares foliisque breviores, densae, subglobosae, ramulis dense albo-tomentosis. Capitula brevissime pedicellata, discoidea, heterogama, basi bracteolis nonnullis lineari-oblongis tomentosis instructa; involucri foliola 8, lineari-oblonga, acutiuscula, circ. 4 mm longa, tomentella vel grabriuscula; flores 10—11, exteriores ♀, disci ♀; corolla 7—9 mm longa, cylindrica, dimidia pars superior paulo ampliata, dentibus 1 mm longis; antherae (florum disci) 4 mm longae, basi longe filiformi-caudatae, filamentis 2 mm longis sustentae; stamina florum marginalium rudimentalia, filiformia, 0,25—0.5 mm longa; germen subcylindricum, glabrum, 1—1,5 mm longum; stigmata 2,75—3 mm longa, semicylindrica, apice rotundata.

Mt. Kenia: Westseite, in der unteren Bambusregion bis wenigsten ein paar Mannshöhen kletternd, ca. 2500 m ü. d. M. (nur steril gefunden 27. I. 1922. — Rob. E. und Th. C. E. Fries n. 1203). — Mt. Aberdare: Bambusregion des Westabhanges, in *Nuxia*-Bäumen kletternd (blühend 3. IV. 1922. — n. 2749).

Ohne Zweifel ist diese Art verwandt mit *Senecio clematoides* Sch. Bip. aus Abessinien. Das geht nicht nur aus dem Wachstum und dem Blattypus hervor, sondern vor allem aus dem Bau der Blütenköpfchen. Bei beiden sind die äusseren, röhrenförmigen Blüten weiblich; die Form der Blumenkrone ist identisch und die Staubblätter sind bei beiden Arten gleich gebaut, d. h. mit lang ausgezogener Spitze über den Antherenfächern und langen, schmalen, schwanzförmigen Anhängen an der Basis, die mit denen des anstossenden Staubblattes verwachsen sind. Die in Rede stehenden Arten sind daher zur Sektion *Synotis* zu zählen. Von *clematoides* ist indessen *bambuseti* verschieden durch die besonders regelmässig oval herzförmige Blattform und die an der Unterseite persistierende wollige Behaarung; die Narbenlappen sind auch länger als bei *clematoides*, und der Haarkranz ist nicht angedeutet, wodurch ein gewisser Übergang zur Gattung *Gynura* gebildet wird (nach S. Moores Umgrenzung dieser Gattung).

Auch mit den beiden anderen kletternden Arten *vitalba* S. Moore (Journ. Bot. 44 S. 85. 1906) aus Uganda und *rectiramus* Baker (Kew Bull. 1898 S. 155) vom Nyika-Plateau hat die neue Art übereinstimmende Kennzeichen. Die erstgenannte hat nach der Beschreibung glatte Stengel, glatte, ausgezogen zugespitzte Blätter und undichte, traubenähnliche Blütenstände von der Länge der Blätter oder länger. Die Blattstiele der zweiten Art tragen an der Basis ohrenförmige Anhänge; sie hat etwa 15 Hüllschuppen und kurze, zungenartige Randblüten.

Senecio bambuseti ist eine für die Bambusregion auf den Kenia-Aberdare-Gebirgen charakteristische Liane.

Senecio Petitianus A. Rich. Fl. Abyssin. I p. 442 (1847). — Mt. Kenia: Westseite, Coles Mill am Fuss des Berges in Gebüsch kletternd, ca. 2000 m ü. d. M. (blühend 16. I. 1922. — ROB. E. und TH. C. E. FRIES n. 937). Nordseite, Nanyika (blühend 11. II. 1922. — n. 1440).

Die beiden Nummern zeigen einige Ungleichheit im Aussehen der Blütenköpfchen. N. 1440 hat nämlich kleinere aber zahlreichere Köpfchen, die ausserdem abgerundetere Blütenstände bilden. Es ist möglich, dass zwei getrennte Arten vorliegen, aber das mir zugängliche Material war nicht genügend, um diese Frage zu lösen.

Verbreitung: Tropisches Ostafrika und Seengebiet.

Senecio syringaefolius O. Hoffm. in Engl. Jahrb. 20 p. 236 (1894). — Mt. Kenia: Westseite, bei Forest Station, hohe Liane in dem montanen Regenwald allgemein, 2350 m ü. d. M. (blühend 5. I. 1922. — ROB. E. und TH. C. E. FRIES n. 778). Blüten hellgelb. — Mt. Elgon (1920. — H. GRANVIK).

Verbreitung: Gebirge von Deutsch-Ostafrika und der Kenia-Kolonie; Seengebiet (Rugege-Wald).

Senecio nandensis S. Moore in Journ. Linn. Soc. Bot. 35 p. 360 (1902). — Mt. Kenia: Westseite bei Forest Station in Gebüsch der Steppe bis 5 m hoch kletternd, 2300 m ü. d. M. (blühend 31. XII. 1921. — ROB. E. und TH. C. E. FRIES n. 597).

S. MOORE war so liebenswürdig, eine Probe des gasammelten Materiales zu untersuchen, und identifiziert dasselbe mit der von ihm beschriebenen Art. Das Originalmaterial dieser Art stammt aus dem Nandi-Gebiet (Kenia-Kolonie). Im übrigen scheint sie bisher aus keiner anderen Gegend bekannt zu sein.

Hinsichtlich der Gattung *Senecio* vergl. im übrigen: ROB. E. und THORE C. E. FRIES, Über die Riesen-Senecionen der afrikanischen Hochgebirge (in Svensk Botan. Tidskrift, Bd. 16 S. 321. 1922). Vom Mt. Kenia werden dort angegeben und beschrieben als drei neue Arten: *keniodendron*, *Battiscombei* und *Brassica*, vom Aberdare die beiden Arten: *aberdaricus* und *brassicaeformis*.

Euryops fruticulosa R. E. Fr. n. sp. (Taf. 10, Fig. 3). — Frutex humilis (8—12 cm altus), e basi ramosus; rami 2—3 mm crassi, subsimplices, adscendentes, in partibus superioribus densissime foliosi, in partibus inferioribus vaginis foliorum exsiccatorum et plus minus delapsorum vestiti; internodia brevissima, glabra. Folia rigida, (sicca) flavovirentia, erecto-patentia et saepe irregulariter curvata, basi vaginis plus minus scariosis et primo albo-lanuginosis caulem amplectentia; lamina linearis, integra, obtusa, glaberrima, semiteretia, supra canaliculata, 15—20 mm longa, 0,75—1 mm lata. Capitula in ramis vulgo numerosa; pedunculi axillares, folio multo excedentes, stricti, erecti, glaberrimi, paulo curvati vel recti, floriferi circ. 3 cm longi, dein usque ad 7 (—10) cm excrescentes; involucrum glabrum, 7—8 (expansum 10) mm diam., circ. 4—5 mm altum, foliola 12—14, ad medium coalita, lanceolato-ovata, obtusiuscula, trinervia, 1,25—1,5 mm lata, margine integra paulo scariosa. Flores radii 12—14, ligula oblonga, 8—9 mm longa, circ. 2 mm lata; flores disci numerosi, corolla 2,5 mm longa, germen 1 mm longum. Achaenia obovoidea, striata, basi acuta, apice rotundata, puberula, 2 mm longa.

Mt. Aberdare: Westseite, Kinangop-plateu am Fuss des Berges auf der Steppe, ca. 2000 m ü. d. M. (blühend und verblüht 17. III. 1922. — ROB. E. und TH. C. E. FRIES n. 2502].

Die Art steht *Euryops Jacksoni* S. Moore (Journ. Linn. Soc. Bot. 35 S. 361. 1902) am nächsten, die gleichfalls in der Kenia-Kolonie (Kikuyu) vorkommt, und ich glaubte anfangs sogar, sie auf Grund der Beschreibung mit dieser identifizieren zu können. S. MOORE, der die Güte hatte, das vorliegende Material mit seiner Art *Jacksoni* zu vergleichen, teilte indessen mit, sie sei »certainly not *Jacksoni*, which is different in leaves and capitula». Von der Beschreibung weicht die neue Art in erster Linie ab durch ihre wollhaarigen Blattscheiden, die ganz glatten Hüllblätter, kürzeren Ligulae und unbedeutend grösseren Achänien.

Euryops Brownei S. Moore subsp. **aberdarica** R. E. Fr. nov. subsp. — Frutex circ. 1 m altus. Folia linearia, subcarnosa, sicca rigida, obtusiuscula vel acuta, margine minute serrulata, subtrigona, supra plana vel canaliculata, dense punctulata, subtus prope apicem glandula majore oblonga resinam secernente instructa, 12—25 mm longa, 1—1,5 mm lata. Capitula magna; involucrum basi sicut pedunculus cinereo-lanatum, 12—15 mm diam., 6—8 mm altum, foliola circ. 14 lanceolato-ovata, obtuse acuminata, 2—2,75 mm lata, pars libera 4—6 mm longa; ligulae circ. 12 mm longae.

Mt. Aberdare: Sattima, auf steinigen Abhängen in der alpinen Region (steril 19. III. 1922. — ROB. E. und TH. C. E. FRIES n. 2586); obere alpine Region nahe dem Gipfel des Sattima (blühend 21. III. 1922. — n. 2586 *a*) und auf dem Gipfel, ca. 3900 m ü. d. M. (blühend und fruchtend 21. III. 1922. — n. 2466). — Typus subspeciei: n. 2466 in herb. Upsal.

Nach der Beschreibung von *Euryops Brownei* S. Moore (in Journ. Bot. 54 S. 284. 1916) zu urteilen, muss der hier vorliegende Typus dieser Art nahe stehen, von der er sich durch seine grösseren Blütenköpfchen und Randblüten unterscheidet. Die auf der Unterseite der Blätter befindliche und bis fast an die Spitze reichende harzabsondernde Drüse ist in der Beschreibung von *Brownei* nicht erwähnt. Auch *E. agrianthoides* Mattf. (in Engl. Jahrb. 59, Beibl. 133 S. 43. 1924) steht sehr nahe. Diese auf dem Meruberge vorkommende Art, *Brownei* auf dem Kenia, ihre Subsp. *aberdarica* auf dem Aberdare und *elgonensis* Mattf. auf dem Elgon bilden offenbar eine Artengruppe, deren Typen sich jeder auf seinem Gebirgsgebiete ausgebildet haben. Ob sie alle als getrennte Arten aufzufassen sind oder nicht, muss die Zukunft lehren. Was den Aberdare-Typus betrifft, so hat S. MOORE, der ihn liebenswürdigst mit dem Originalexemplare von *Brownei* verglichen hat, sich der hier dargelegten Anschauung angeschlossen, dass er eine Unterart der genannten Art ist.

Euryops elgonensis Mattf. in Engl. Jahrb. 59, Beibl. 133 p. 42 (1924). — Mt. Elgon: ca. 4000 m ü. d. M. (blühend Febr. 1926. — H. GRANVIK n. 155 und 156).

Verbreitung: Bisher nur vom Elgon bekannt (DUMMER n. 3386).

Tripteris Vaillantii Dene in Ann. Sc. Nat., Sér. II: 2 p. 260 (1834). — Kenia Colony: Nieri auf trockenem Grasland und Kulturboden, ca. 1700 m.

ü. d. M. (blühend und fruchtend 20. XII. 1921. — Rob. E. und Th. C. E. Fries n. 191). — Mt. Kenia: Westseite bei Forest Station, ca. 2300 m ü. d. M. (mit Blüten und Früchten 12. I. 1922. — n. 853); Ostseite bei Nithi, Unkraut auf Kulturboden (blühend und fruchtend 25. II. 1922. — n 1970).

Verbreitung: Sinai, Etbaigebirgsland und Abessinien, südwärts nach dem Kilimandscharo.

Haplocarpha Rueppellii (Sch. Bip.) Lewin in Fedde, Repert. Sp. nov. Beihefte Bd. XI p. 53 (1922). — Syn.: *Schnittspahnia Rüppellii* Sch. Bip. in Flora 1842 p. 439; A. Rich. Fl. Abyssin. I p. 446 (1847). *Landtia Rüppellii* Benth. & Hook. f., Gen. pl. II p. 457 (1873); Oliv. & Hiern in Oliv. Fl. trop. Afr. III p. 426 (1877). *Arctotis Rueppellii* O. Hoffm. in Engl. Pfl.-Welt Ostafrikas C p. 419 (1895). — Mt. Kenia: Westseite in der oberen Bambusregion auf Moorboden, ca. 2800 m ü. d. M. (blühend und fruchtend 30. I. 1922. — Rob. E. und Th. C. E. Fries n. 1279); obere alpine Region im Teleki-Tal in *Carex monostachya*-Assoziation (blühend 5. II. 1922. — n. 1279 *a*). — Mt. Aberdare: Sattima in der oberen Bambusregion auf nacktem Boden am Rande eines Moores, ca. 3000 m ü. d. M. (blühend 16. III. 1922. — n. 2519); Sattima in der oberen alpinen Region (blühend 19. III. 1922. — n. 2519 *a*). — Mt. Elgon (1920. — H. Granvik); ibid., Gebirgsabhänge, 3900 m ü. d. M. (blühend Mitte Juni 1920. — G. Lindblom).

Bei allen auf dem Kenia und Aberdare gesammelten Exemplaren ist die Oberseite der Blätter anfangs mit weissen Spinngewebshaaren bedeckt, in älteren Stadien aber ganz glatt. Beim Elgonmaterial dagegen ist die Oberseite der Blätter reichlich besetzt mit groben, persistierenden, zelligen Haaren. Richard sagt von den Blättern »superne viridibus glabriusculis vix pilis quibusdam grossis conspersis». Ich besass nicht das Material, um die Frage zu lösen, ob zwei verschiedene Rassen vorliegen, oder ob die Behaarung ein veränderliches Merkmal ist.

Verbreitung: Von Abessinien, Dschoa-Galla, Harar und dem Kilimandscharo bekannt.

Berkheya Spekeana Oliv. in Trans. Linn. Soc. 29 p. 100, t. 66 (1873). — Kenia Colony: Ukamba, Machakos ca. 1400 m ü. d. M. (G. Lindblom). — Mt. Kenia: Westseite bei Forest Station auf der *Themeda*-Grassteppe, 2300 m ü. d. M. (blühend 31. XII. 1921. — Rob. E. und Th. C. E. Fries n. 593). — Mt. Elgon (1920. — H. Granvik); ibid. Gebirgsabhang oberhalb der Waldgrenze, 3800 m ü. d. M. (blühend 13. VI. 1920. — G. Lindblom); ibid., Grasfeld, ca. 2300 m ü. d. M. (G. Lindblom).

Verbreitung: Hochsteppen der Kenia-Kolonie und Uganda, südwärts bis zum nördlichen Tanganyika.

Echinops. — Von dieser Gattung wurden auf dem Kenia die Arten *Hohnelii* Schweinf. und *angustilobus* S. Moore gefunden, auf dem Mt. Aberdare *aberdaricus* R. E. Fr. und *Höhnelii* Schweinf. Ausserdem wurden bei Lumbwa in der westlichen Kenia Kolonie die Arten *Luckii* R. E. Fr. und *amplexicaulis* Oliv. gesammelt. Betreffs dieser Gattung siehe: Rob. E. Fries, Zur Kenntnis

der ostafrikanischen *Echinops*-Arten (in Acta Horti Bergiani VIII p. 39 (1923).

Carduus. — Die Arten *Theodori* R. E. Fr., *platyphyllus* R. E. Fr., *afromontanus* R. E. Fr., *silvarum* R. E. Fr., *kikuyorum* R. E. Fr., *keniensis* R. E. Fr. und *centifolius* R. E. Fr. kamen auf dem Kenia vor, auf dem Aberdare *nanus* R. E. Fr., *afromontanus* var. *breviflorus* R. E. Fr., *keniensis* var. *aberdaricus* R. E. Fr. und *millefolius* R. E. Fr. Betreffs derselben siehe: ROB. E. FRIES, Revision der tropisch-afrikanischen *Carduus*-Arten (Acta Horti Bergiani VIII p. 11. 1923).

Gerbera abyssinica Sch. Bip. ex A. Rich. Fl. Abyssin. I p. 458 (1847). — Mt. Kenia: Westseite bei Forest Station auf *Themeda*-Steppe 2300 m ü. d. M. (blühend Ende Dez. 1921. — ROB. E. und TH. C. E. FRIES n. 412). — Mt. Aberdare: Westseite (nicht gesammelt). — Kenia Colony: Gwonongween bei Lumbwa in *Acacia*-Steppe, ca. 2000 m ü. d. M. (blühend und fruchtend 18. IV. 1922. — n. 2855); zwischen Londiani und Eldoret (blühend Mai 1920. — G. LINDBLOM).

Verbreitung: Trop. Ostafrika von Abessinien südwärts nach Natal; Angola.

Gerbera piloselloides (L.) Cass.; Oliv. & Hiern in Oliv. Fl. trop. Afr. III p. 445 (1877). — Mt. Kenia: Westseite bei Forest Station am Rande des Regenwaldes, 2300 m ü. d. M. (blühend und fruchtend 30. XII. 1921. — ROB. E. und TH. C. E. FRIES n. 525 und 557). — Kenia Colony: Gwonongween bei der Eisenbahnstation Lumbwa auf *Acacia*-Steppe, ca. 2000 m ü. d. M. (fruchtend 18. IV. 1922. — n. 2859).

Verbreitung: Trop. Afrika und Südafrika; Madagascar, Ostindien und Tasmanien.

Gerbera aberdarica R. E. Fr. n. sp. — Herba perennis, rhizomate crasso ad collum dense albo-lanuginoso instructa. Folia omnia rosulata; lamina elliptica, apice rotundata et interdum minutissime apiculata, basi cordata, primo utrinque floccoso-lanuginoso, supra plus minus glabrescens et demum glabra, subtus persistentius lanuginosa, 5—7 cm longa, 2,5—3,5 cm lata; nervus medius crassus, secundarii utrinque 5—6, supra subplani, subtus sicut costa prominuli; petiolus 1—2 cm longus. Scapus solitarius, erectus, ad 3 dm altus, 2—3 mm crassus, foliis omnino destitutus, basi pallide, sursum densius aureo-floccoso lanuginosus, apice incrassatus. Involucri foliola linearia, acuta, demum recurvata, extus aureo-tomentosa, intus glabra, 10—12 mm longa, 1—1,5 mm lata. Achaenia fulva, lineari-lanceolata, compressa, striis perpaucis elevatis instructa, ceterum laevia, nuda, 5—6 mm longa, 1—1,25 mm lata, basi acutiuscula, apice in rostrum rubrum 5—8 mm longum sensim angustata; pappus sordide albus, 8—10 mm longus.

Mt. Aberdare: In der Nähe vom Sattima auf der Hochebene in der *Hagenia*-Region an einem Bach, ca. 3000 m ü. d. M. (fruchtend 13. III. 1922. — ROB. E. und TH. C. E. FRIES n. 2646); auf der offenen Hochebene nahe dem

Kinangop, 3000—3500 m ü. d. M. (fruchtend 2. IV. 1922. — n. 2715). — Typus speciei: n. 2715 in herb. Upsal.

Die Art steht in der Nähe von *G. piloselloides* und erinnert im Habitus an diese. Sie ist indessen leicht zu unterscheiden durch die an der Basis tief herzförmig eingeschnittenen Blätter und durch die kahlen Früchte. Von *G. lasiopus* Bak. (Musuka-Plateau in Brittisch Zentralafrika), die ebenfalls kahle Früchte hat, ist *aberdarica* verschieden durch ihre Blattform und die dicken Köpfchenstiele mit ihren besonders nach oben hin äusserst charakteristischen, goldglänzenden langen Haaren.

Tolpis ephemera R. E. Fr. — Kommt sowohl auf dem Kenia, als auch auf dem Aberdare vor. Betreffs dieser Gattung siehe: ROB. E. FRIES. Die Gattung *Tolpis* im tropischen Afrika (Acta Horti Bergiani VIII p. 269. 1925).

Sonchus. — Von dieser Gattung wurden auf dem Kenia und in der Nähe dieses Gebirges folgende Arten gesammelt, und zwar: *oleraceus* L. var. *lacerus* (Willd.) Wallr., *Schweinfurthii* Oliv. & Hiern mit der var. *camporum* R. E. Fr., *Bipontini* Aschers. var. *pinnatifidus* Oliv. & Hiern, *stenophyllus* R. E. Fr., *exauriculatus* (Oliv. & Hiern) O. Hoffm. und *Elliotianus* Hiern. Auf dem Mt. Aberdare sammelten wir *Schweinfurthii* var. *camporum* R. E. Fr., *afromontanus* R. E. Fr. Näheres über diese Arten siehe: ROB. E. FRIES, Die *Sonchus*-Arten des tropischen und südlichen Afrika (Acta Horti Bergiani VIII p. 89. 1924).

Lactuca capensis Thunb.; Oliv. & Hiern in Oliv. Fl. trop. Afr. III p. 452 (1877). — Mt. Kenia: Westseite bei Coles Mill auf steiniger Steppe ca. 2000 m ü. d. M. (17. I. 1922. — ROB. E. und TH. C. E. FRIES n. 996); bei Forest Station auf abgebrannten Steppen, 2300 m ü. d. M. (n. 301 *b*, 822, 880). Nordostseite in der Nähe von Meru, offene Stelle im Regenwald (blühend und fruchtend 15. II. 1922. — n. 1612). — Kenia Colony: Nieri ca. 1700 m ü. d. M. (mit Blüten und Früchten Mitte Dez. 1921. — n. 48 und 181). Londiani (Mai 1920. — G. LINDBLOM). Gwonongween bei der Eisenbahnstation Lumbwa (18. IV. 1922. — ROB. E. und TH. C. E. FRIES n. 2860).

Verbreitung: Tropisches und südliches Afrika; Madagascar.

Lactuca paradoxa Sch. Bip. ex A. Rich. Fl. Abyssin. I p. 461 (1847). — Mt. Aberdare: Ostabhang in dem montanen Regenwald, ca. 2300 m ü. d. M. (blühend 13. III. 1922. — ROB. E. und TH. C. E. FRIES n. 2330).

Das gesammelte Material hat im allgemeinen 2-paarige Blätter im Gegensatz zum Originalexemplar (SCHIMPER II: 1320) und SCHIMPER n. 1427, deren Blätter fast durchgehend 1-paarig sind. Im übrigen stimmt das Aberdare-Material vorzüglich mit dem aus Abessinien überein.

Verbreitung: Abessinien, Usambara.

Lactuca glandulifera Hook. f. in Journ. Linn. Soc. VII p. 203 (1864). — Mt. Kenia: Westseite bei Forest Station auf Lichtungen des montanen Regenwaldes, kletternd; 2300 m ü. d. M. (blühend und fruchtend 3. I. 1922. — ROB. E. und TH. C. E. FRIES n. 705). — Mt. Aberdare: Ostabhang in der

Bambusregion, in Sträuchern kletternd (blühend und fruchtend 13. III. 1922. — n. 2308). — Blüten gelb.

Verbreitung: Trop. Ost- und Westafrika.

f. **calva** R. E. Fr. n. f. — Ramuli inflorescentiae et pedunculi capitulorum glabri, involucri squamae glabrae.

Mt. Kenia: Nordostseite bei Meru in Gebüsch am Rande des montanen Regenwaldes ein paar Meter hoch kletternd (blühend und fruchtend 17. II. 1922. — n. 1677). — Mt. Aberdare: Ostseite im montanen Regenwald mannshoch kletternd (mit Blüten und Früchten 12. III. 1922. — n. 2172).

Eine bemerkenswerte Form, ausgezeichnet durch das Fehlen von Drüsenhaaren in den Blütenständen; oft sind auch die vegetativen Blätter fast kahl. In der Natur machte sie einen anderen Eindruck als die Hauptart und zog sofort die Aufmerksamkeit auf sich wegen der abweichenden Farbe der Blüten, die sahneweiss-schwefelgelb, nicht rein gelb ist. Diese nacktere Form habe ich auch gesehen aus dem Nyassalande, Kyimbila (STOLZ n. 306), Kilimandscharo (VOLKENS n. 1238), Karagwe (STUHLMANN n. 1660), Uganda (SCOTT ELLIOT n. 7328) und Kamerum, Bamenda (LEDERMANN n. 1889).

Dianthoseris Schimperi Sch. Bip. in Flora 1842 p. 440; et in Herb. Schimp. Abyss. II:775; A. Rich. Fl. Abyssin. I p. 468 (1847); Oliv. & Hiern in Oliv. Fl. trop. Afr. III p. 456 (1877); Engl. Hochgebirgsflora d. trop. Afrika p. 455 (1892). — Syn.: *Homalocline Schimperi* Sch. Bip. ex Schweinf. Beitr. z. Fl. Aethiop. p. 285 (1867). *Sonchus Dianthoseris* Chiov. var. α *Schimperi* (Sch. Bip.) Chiov. in Ann. del R. Istituto botan. di Roma VIII p. 220 (1904); cfr ROB. E. FRIES in Acta Horti Bergiani VIII p. 112 (1924). — Taf. 10, Fig. 4.

Mt. Kenia; Westseite auf dem Bergkamm an dem Höhneltal in der oberen alpinen Region (blühend 5. II. 1922. — ROB. E. und TH. C. E. FRIES n. 1410); auf vom Winde erodierter Fliesserde nahe der oberen Phanerogamengrenze, etwa 4400 m ü. d. M. (blühend 5. II. 1922. — n. 1411). — Blüten gelb.

Verbreitung: Die Art war früher aus Abessinien und vom Kilimandscharo bekannt, und deshalb ist ihr Vorkommen auch auf dem Kenia von Interesse. Bei der Untersuchung von Material von diesen drei Hochgebirgsgebieten konnte ich keinen Unterschied zwischen den Exemplaren von den verschiedenen Bergen finden. Vielleicht haben die abessinischen Exemplare doch etwas länger ausgezogene und schmälere Hüllschuppen. Ausgeprägte, den drei Hochgebirgen eigentümliche Rassen haben jedoch nicht mit Sicherheit festgestellt werden können, obgleich man sie wohl erwarten konnte, da ja die Art den höchsten Vegetationsgebieten angehört. Von folgenden Orten habe ich Material gesehen (in Berliner Herbarium):

Abessinien: in regione superiore montis Bachit, 12—13000 ped. s. m. (blühend 19. VIII. 1840. — SCHIMPER II:775; typus speciei); auf dem Berge Dedschen in Sennar, 13500 Fuss (blühend 7. X. 1850. — SCHIMPER n. 221); Gunna, 10500 Fuss ü. d. M. (blühend 15. XII. 1863. — SCHIMPER n. 1511).

Kilimandscharo: 4900 m ü. d. M. (fruchtend. — H. MEYER); im Schutze von Steinen auf einem nach Westen sich erstreckenden Grat der Mawenzi-Spitze,

4500 m ü. d. M., nebst einer *Senecio* den letzten Rest von Phanerogamenvegetation darstellend; Blüten gelb (blühend 31. X. 1893. — VOLKENS n. 1354).

Crepis kilimandscharica O. Hoffm. var. **keniensis** R. E. Fr. nov. var.[1] — Mt. Kenia: Westseite bei Forest Station an einem Bach im montanen Regenwald, 2350 m ü. d. M. (blühend und fruchtend 3. I. 1922. — ROB. E. und TH. C. E. FRIES n. 678); ibid., in der oberen Bambusregion, Bachufer ca. 2800 m ü. d. M. (blühend und fruchtend 30. I. 1922. — n. 1282).

Verbreitung: Die Hauptart kommt auf dem Kilimandscharo vor, eine Varietät auf dem Meru-Berg.

Crepis glandulosissima R. E. Fr. n. sp. — Mt. Kenia: Nordseite auf grasbedeckten Hügeln zwischen Marania-river und Jaracuma (blühend 14. II. 1922. — ROB. E. und TH. C. E. FRIES n. 1546).

Crepis scaposa R. E. Fr. n. sp. — Mt. Kenia: Westseite bei Forest Station, 2300 m ü. d. M. (mit Blüten und Früchten 30. XII. 1921. — ROB. E. und TH. C. E. FRIES n. 524); ibid. auf steiniger Steppe, 2300 m ü. d. M. (blühend 10. I. 1922. — n. 825). Ostseite, bei Churi auf dichtem niedrigem Grasteppich (blühend und fruchtend 23. II. 1922. — n. 1837). — Mt. Aberdare: auf der Kinangop-plateau, Steppe (blühend 17. III. 1922. — n. 2504).

Verbreitung: Exemplare habe ich ausserdem vom Massai-Land gesehen.

var. **taraxaciformis** R. E. Fr. nov. var. — Mt. Aberdare: Ostseite des Sattima auf einer Lichtung in der oberen Bambusregion (blühend und fruchtend 13. III. 1922. — n. 2264); ibid., auf der Hochsteppe 3000–3500 m ü. d. M. (mit Blüten und Früchten 22. III. 1922. — n. 2487); Sattima in der alpinen Region (blühend 21. III. 1922. — n. 2592).

Verbreitung: Diese Varietät ist auch im zentralafrikanischen Vulkangebiet gesammelt worden (NO.-Kiwu; Lichtung im Bambusmischwald südöstlich vom Karisimbi, westlich vom Kalago-See, 2300 m ü. d. M. (MILDBRAED n. 1641).

var. **afromontana** R. E. Fr. nov. var. — Mt. Aberdare: Sattima, Hochsteppe und alpine Region, 3000—3500 m ü. d. M. (blühend Mitte März 1922. — n. 2451 *a* und 2487 *a*).

Verbreitung der Varietät: die Kilimandscharo- und Elgon-Berge.

Crepis Rüppellii Sch. Bip. in Flora XXII p. 20 (1839) et in Mus. Senckenb. III p. 57 (1839). — Mt. Kenia: Westseite bei Coles Mill am Fuss des Berges, ca. 2000 m ü. d. M. (blühend und fruchtend 17. I. 1922. — ROB. E. und TH. C. E. FRIES n. 974); Nordseite, zwischen den Kongoni- und Liki-Flüssen, ca. 2000 m ü. d. M. (mit Blüten und Früchten 12. II. 1922. — n. 1521).

Verbreitung: Abessinien, Gallahochland und Sudan, südwärts nach dem Kenia und Nandigebiet (Victoria-See).

[1] Die neuen Arten und Varietäten dieser Gattung werde ich in einer Arbeit über die ostafrikanischen *Crepis*-Arten veröffentlichen, mit welcher ich gegenwärtig beschäftigt bin.

Tafelerklärung.

Tafel 1

Fig. 1. *Conyza Theodori* R. E. Fr. (Fries n. 1209); $^2/_3$ der natürl. Grösse.
» 2. *Höhnelia vernonioides* Schweinf. (Fries n. 300); $^2/_3$ der natürl. Grösse.

Tafel 2

Fig. 1. *Gutenbergia Fischeri* R. E. Fr. (Fries n. 1027); natürl. Grösse.
» 2—4. *Dichrocephala alpina* R. E. Fr. (Fries n. 2418); natürl. Grösse.
» 5. *Guizotia reptans* Hutchins. (Fries n. 2387); natürl. Grösse.

Tafel 3

Fig. 1. *Conyza Schimperi* Sch. Bip. subsp. *longepapposa* R. E. Fr. (Fries n. 57); natürl. Grösse.
» 2. » *ruwenzoriensis* (S Moore) R. E. Fr. (Fries n. 1349); natürl. Grösse.
3. » » × *C. Schimperi* Sch. Bip. subsp. *longepapposa* R. E. Fr.; natürl. Grösse.

Tafel 4

Fig. 1. *Helichrysum aberdaricum* R. E. Fr. (Fries n. 2585); natürl. Grösse.
» 2. » *acanthophorum* R. E. Fr.; natürl. Grösse.

Tafel 5

Fig. 1. *Helichrysum Newii* Oliv. & Hiern (leg. Granvik); $^3/_5$ der natürl. Grösse.
» 2. » *Brownei* S. Moore (Fries n. 1413); $^3/_5$ der natürl. Grösse.
» 3. » » var. *pleiocephalum* S. Moore; $^3/_5$ der natürl. Grösse.
» 4. » *crenulatum* R. E. Fr. (Fries n. 2640); $^3/_5$ der natürl. Grösse.

Tafel 6

Crassocephalum afromontanum R. E. Fr.; $^2/_3$ der natürl. Grösse.

Tafel 7

Fig. 1. *Cineraria densiflora* R. E. Fr.; $^2/_3$ der natürl. Grösse.
» 2. » *laxiflora* R. E. Fr.; $^2/_3$ der natürl. Grösse.

Tafel 8

Senecio Hageniae R. E. Fr.; natürl. Grösse.

Tafel 9

Fig. 1. *Senecio keniophytum* R. E. Fr.; $^2/_3$ der natürl. Grösse.
» 2. » » var. *decumbens* R. E. Fr.; $^2/_3$ der natürl. Grösse.
» 3—4. » » var. *candido-lanatus* R. E. Fr.; $^2/_3$ der natürl. Grösse.
» 5—6. » » var. *glabrior* R. E. Fr.; $^2/_3$ der natürl. Grösse.

Tafel 10

Fig. 1—2. *Senecio sympodialis* R. E. Fr. (Fries n. 2581); natürl. Grösse.
» 3. *Euryops fruticulosa* R. E. Fr.; natürl. Grösse.
» 4. *Dianthoseris Schimperi* Sch. Bip. (Fries n. 1411); natürl. Grösse.

Fig. 1. *Conyza Theodori* R. E. Fr. — Fig. 2. *Höhnelia vernonioides* Schweinf.

Fig. 1. *Gutenbergia Fischeri* R. E. Fr. — Fig. 2—4. *Dichrocephala alpina* R. E. Fr.
Fig. 5. *Guizotia reptans* Hutchins.

Fig. 1. *Conyza Schimperi* Sch. Bip. subsp. *longepapposa* R. E. Fr. — Fig. 2. *Conyza ruwenzoriensis* (S. Moore) R. E. Fr. — Fig. 3. *Conyza ruwenzoriensis* × *C. Schimperi* subsp. *longepapposa*.

Fig. 1. *Helichrysum aberdaricum* R. E. Fr. — Fig. 2. *Helichrysum acanthophorum* R. E. Fr.

Fig. 1. *Helichrysum Newii* Oliv. et Hiern. — Fig. 2. *Helichrysum Brownei* S. Moore. — Fig. 3. *Helichrysum Brownei* var. *pleiocephalum* S. Moore. — Fig. 4. *Helichrysum crenulatum* R. E. Fr.

Crassocephalum afromontanum R. E. Fr.

Fig. 1. *Cineraria densiflora* R. E. Fr. — Fig. 2. *Cineraria laxiflora* R. E. Fr.

Senecio Hageniae R. E. Fr.

Fig. 1. *Senecio keniophytum* R. E. Fr. — Fig. 2. *Senecio keniophytum* var. *decumbens* R. E. Fr. — Fig. 3—4. *Senecio keniophytum* var. *candido-lanatus* R. E. Fr. — Fig. 5—6. *Senecio keniophytum* var. *glabrior* R. E. Fr.

Fig. 1—2. *Senecio sympodialis* R. E. Fr. — Fig. 3. *Euryops fruticulosa* R. E. Fr. — Fig. 4. *Dianthoseris Schimperi* Sch. Bip.

7. Zur Entwicklungsgeschichte der Gattung Oxyria Hill, nebst zytologischen, embryologischen und systematischen Bemerkungen über einige andere Polygonaceen.

Von

G. EDMAN.

Mit 38 Figuren im Texte.

Einleitung.

In einer Abhandlung über die Fortpflanzungsverhältnisse bei *Rumex* behauptet ROTH (1907) bei zu der *Acetosa*-Gruppe gehörenden *Rumex*-Arten partielle Apogamie gefunden zu haben. Diese Schlüsse hat er aus den Resultaten bei Isolierungsversuchen gezogen, während eine von ihm vorgenommene zytologische Untersuchung — ebenso wie der reichlichere Samenansatz bei nicht isolierten Pflanzen — dafür sprechen sollte, dass auch Befruchtung vorliegt. Die zytologische Untersuchung — offensichtlich sehr oberflächlich und in neuerer Zeit stark korrigiert — gab dagegen keine Belege in der Apogamiefrage. Einer Beobachtung (1907, S. 349), »dass an der Chalaza besonders grosse Zellen lagen, die sich dort schon in frühen Stadien ausbildeten», welche er für einen Augenblick mit ROSENBERGS (1906) Wahrnehmungen bei *Hieracium* vergleicht, scheint er gleich darauf eine solche durch diesen Vergleich beabsichtigte Bedeutung abzusprechen, denn »späterhin schienen sie jedoch ihr Wachstum eingestellt zu haben und fielen nicht mehr besonders auf». Auch DUDGEON (1918) hat keinerlei zytologische Belege für seine Vermutung (S. 401) betreffs partieller Apogamie bei dem von ihm untersuchten *Rumex crispus* L. vorbringen können. In diesem wie in jenem Falle ist es, trotz der oft vorhandenen Unsicherheit genügender Pollenüberführung der reichliche Fruchtansatz, der zur Untersuchung, bzw. Annahme der Apogamie inspiriert hat. Die *Acetosa*-Gruppe besteht nämlich aus diöcischen Arten, und *Rumex crispus* hat, wenn nicht vollständige, so doch weit getriebene Pollensterilität (DUDGEON, 1918).

Oxyria digyna (L.) Hill, zu derselben Gruppe gehörend wie *Rumex*, hat gleichfalls oft geringe Pollenbildung, aber nichts desto weniger reichlichen Fruchtansatz, weshalb es nahe liegt zu vermuten, dass auch sie in irgend einer Weise von sexueller Fortpflanzung freigemacht worden ist. In der Absicht, Klarheit hierüber zu gewinnen, wurde im Sommer 1922 die vorliegende zyto-

logische und embryologische Untersuchung begonnen. Die Anregung zu derselben gab Herr Prof. Dr. O. ROSENBERG, der mir auch wohlwollend bei Storlien (Schweden) eingesammeltes Material zur Verfügung stellte. Weiteres Material wurde 1922 im Bergianischen Garten (Stockholm), 1924 und 1925 bei Finse (Norwegen) und 1925, 1926 und 1927 von bei Wändelsö (Södermanland, Schweden) gepflanzten, aus Finse herstammenden Individuen eingesammelt.

Wenn man die zytologische Literatur durchgeht, wird man finden, dass die Zytologie der Polygonaceen erst in den letzten Jahren ein grösseres Interesse erweckt hat und zwar durch die Entdeckung von Geschlechtschromosomen bei diöcischen *Rumex*-Arten (KIHARA und ONO, 1923 und 1925, SINOTO, 1924, MEURMAN, 1925). Heterochromosomen waren jedoch schon im Jahre 1912 von STEVENS bei dem heterostylen *Fagopyrum esculentum* entdeckt worden. Die bekannten Chromosomenzahlen dieser Familie wurden von JARETZKY (1927 a und 1928 a) in einer Arbeitshypothese über den genetischen Zusammenhang der betreffenden Gattungen zusammengestellt.

Die embryologischen Untersuchungen betreffs der Gruppe *Rumiceae* sind sehr spärlich und haben wenig Bemerkenswertes aufzuweisen. Am ausführlichsten behandelt ist die Gattung *Rumex* (ausser den beiden schon erwähnten ROTH und DUDGEON, auch FINK, 1899, SOUÈGES, 1919, und ONO, 1928), weniger ausführlich die Gattung *Rheum*, (SOUÈGES, 1919). Über jede der beiden übrigen Gattungen, *Emex* und *Oxyria*, konnte ich nur eine kurzgefasste Notiz finden: über *Emex* (JARETZKY, 1927 a), dass die Pollenbildung durch simultane Furchung erfolgt, über *Oxyria* (DAHLGREN, 1916), dass das Endosperm nuzellär gebildet wird.

Um bei der Interpretation der Verhältnisse bei *Oxyria digyna* Vergleiche anstellen zu können untersuchte ich auch folgende in den Jahren 1925, 1926 und 1927 im Bergianischen Garten eingesammelte Arten: *Rheum collinianum* Baill., *Rheum Franzenbachii* Muenth., *Rheum officinale* Baill., *Rheum ribes* Gron., *Rheum rhaponticum* L., *Rheum sanguineum* hort. Halens., *Rheum Webbianum* Royle, *Rheum Wittrockii* K. E. Lundstr., *Rumex turcestanicus* Paulsen, *Rumex bucephalophorus* L. und *Emex spinosa* Campd. Da es mir wünschenswert schien, eine der ausgeprägteren Varianten der *Oxyria digyna* zu untersuchen, sammelte ich im Jahre 1925 und 1927 im botanischen Garten zu Uppsala Material von *Oxyria elatior* R. Br. ein, die oft, z. B. bei ENGLER—GILG (1924, S. 193), nebst *O. digyna* als eigene Art aufgestellt wird. Bei der zytologischen Untersuchung stellte es sich heraus, dass sie eine bedeutend grössere Anzahl Chromosomen aufwies, als KIHARA (nach JARETZKY, 1927, S. 53) gefunden hatte, weshalb ich mich nach anderweitigem Material umsah. Es gelang mir auch, im Frühling 1927, dank der Vermittlung des Bergianischen Gartens, aus den botanischen Gärten in Berlin-Dahlem und Bremen Samen zu erhalten, die Wurzelspitzen zur Untersuchung lieferten.

Da es sich während des Ganges der Untersuchung ergab, dass *Oxyria* höchst wahrscheinlich teilweise apomiktische Fortpflanzung besitzt, die von Störungen in der Entwicklung des sporogenen Gewebes herrührt, entschloss ich mich auch die Entwicklung bei *Polygonum viviparum* L. zu untersuchen, um zu sehen wie sich diese biologisch interessante, aber bisher embryologisch noch nicht untersuchte Polygonacee, die wie *Oxyria* im Gebirge und der Arktis zu finden

ist, verhält. Auch sie ist ja auf teilweise apomiktische Fortpflanzung angewiesen, indem sie Samen nur spärlich, aber Brutkörperchen sehr reichlich ausbildet. Leider erwies es sich, dass die fixierten frühen Stadien, bei Örnsköldsvik (im nördlichen Schweden) und Enköping (in der Nähe von Stockholm) eingesammelt, nur Infloreszensen mit Bulbillen oder Bulbillanlagen waren. Da ich indessen bei späterem, bei Vändelsö (in der Nähe von Stockholm) und im Bergianischen Garten eingesammeltem Material mit der Frage der Apomixis zusammenhängende Ergebnisse erhalten habe, werden sie hier mitgeteilt. Später will ich jedoch die Untersuchung von *Polygonum viviparum* ergänzen.

Während eines zwecks Einsammlung von *Oxyria*-Material erfolgten Aufenthaltes in Finse im Jahre 1925 ergab sich mir auch Gelegenheit, Fixierungen von *Koenigia islandica* L. zu machen. Da das Schicksal dieser Pflanze in systematischer Hinsicht sehr wechselnd gewesen ist und da man früher (DAMMER, 1891) angenommen hat, dass sie eine gewisse Verwandtschaft mit *O. digyna* besitze, beabsichtigte ich, sie gleichzeitig zu untersuchen. Hierin kam mir indessen HAGERUP (1926) zuvor, aber nichtsdestoweniger gedenke ich hier meine Beobachtungen, die HAGERUPS Untersuchung teils bestätigen, teils komplettieren, zu erwähnen, obgleich sie ausserhalb des Rahmens dieser Arbeit liegen. Und dies um so eher, als ich auch *Pterostegia drymarioides* Fisch. et Mey. untersucht habe, den einzigen Repräsentanten der Unterfamilie *Eriogonoideae*, den ich — aus dem Bergianischen Garten im Jahre 1927 — erhalten konnte. Zu genannter Unterfamilie wurde nämlich *Koenigia* früher gestellt (BENTHAM, BAILLON, DAMMER). Diese Unterfamilie weicht organographisch, chemisch und pflanzengeographisch von den übrigen Polygonaceen so beträchtlich ab, dass ihre Zusammengehörigkeit mit ihnen stark bezweifelt worden ist, und es ist vorgeschlagen worden, sie als eigene Familie aufzustellen (BAUER, 1922, JARETZKY, 1925). Es liesse sich deshalb auch denken, dass sie in embryologischer Hinsicht abweichende Merkmale aufzuweisen habe; wenigstens glaubt BAUER (1922) ein solches bei *Eriogonum* gefunden zu haben.

Nunmehr wird *Koenigia* zu den *Polygoneae* gestellt (ENDLICHER, LINDLEY, MEISSNER), ja, MAXIMOWICZ und HOOKER fil. wollten sie sogar mit der Gattung *Polygonum*, Gruppe *Persicaria*, vereinigen. Diese Gattung wurde von u. a. HOFMEISTER (1849), STRASBURGER (1879), WOODCOCK (1914), SOUÈGES (1919, 1924) und LONAY (1922, 1923) embryologisch untersucht. Selbst habe ich die im Bergianischen Garten im Jahre 1927 eingesammelten *Polygonum orientale* L. und *P. perfoliatum* L. untersucht.

Der grösste Teil meines Untersuchungsmateriales stammt aus dem Bergianischen Garten bei Stockholm. Ich bin dem Vorstande dieses Gartens Herrn Professor Dr ROB. E. FRIES für sein Wohlwollen beim Einsammeln des Materiales aber auch für das ausserordentliche Entgegenkommen bei Anschaffung von Material aus anderen Gärten den herzlichsten Dank schuldig. Es sei mir gestattet an dieser Stelle auch an den Vorstand der Botanischen Abteilung des Reichsmuseums in Stockholm Herrn Professor Dr G. SAMUELSSON für sein grosses Entgegenkommen bei Benützung des Museum-Herbariums meinen verbindlichsten Dank auszusprechen sowie an den Vorstand des Pharmazeutischen Institutes in Stockholm Herrn Professor Dr R. WESTLING für sein unermüdliches Interesse und seine wertvollen Ratschläge bezüglich dieser Arbeit. Herr

Amanuensis Fil. kand. E. SÖDERBERG ist mir mit ausserordentlichem Wohlwollen bei Anschaffung des Materiales und Ausführung der Fixierungen behilflich gewesen. Ich bin ihm hierfür zu grösstem Dank verpflichtet. Wertvolle Hilfe habe ich auch von den Herren Dozent Dr K. AFZELIUS, Assistent Dr E. ASPLUND, Assistent Fil. lic. R. FLORIN, Assistent Fil. mag. E. HULTHÉN und Fil. mag. N. ÅKERBERG erhalten. Allen diesen Freunden spreche ich hier meinen besten Dank aus. Herrn Obergärtner O. PETERSON bin ich ebenfalls grossen Dank schuldig für seine Hilfe bei Züchtung und Pflege der meisten Arten.

Als Fixierungsmittel verwendete ich anfangs solche nach CARNOY, ZENKER und FLEMMING, seit Anfang 1927 nur KARPESCHENKOS Mischung, die immer sehr gute Resultate gab. Die Schnitte, im allgemeinen 6 μ — von *Rheum*-arten 8 μ — dick, wurden mit HEIDENHAINS Eisen-Haematoxylin gefärbt und mit Lichtgrün, zuweilen mit Erythrosin, kontrastgefärbt.

Wenn nicht anders angegeben wird, ist im folgenden mit *Oxyria* immer *Oxyria digyna* gemeint. Da die beiden in der Untersuchung mitgenommenen Typen sich als ganz gleichartig erwiesen haben, abgesehen von den Chromosomenzahlenverhältnissen und damit zusammengehörenden Verschiedenheiten an Zellgrösse, fand ich mich unbehindert, auch *Oxyria eliatior* mit erläuterndem Bildmaterial beitragen zu lassen. Die Figuren wurden mit ABBES Zeichnungsapparat gezeichnet. Die Messungen wurden teils auf Figuren, die mit stärkster Vergrösserung (4150 ×) gezeichnet wurden, teils mittelst Mess- (Stufen- und Schrauben-)Okularen ausgeführt.

Selbstverständlich wurden im Laufe der Arbeit auch andere Einzelheiten der Embryologie der Gattung *Oxyria* und auch der anderen Gattungen der Familie wahrgenommen, als diejenigen, die in direktem Zusammenhang mit ev. apomiktischen Verhältnissen stehen. Da auch jene in der folgenden Darstellung mitgenommen worden sind, hat diese einen grösseren Umfang bekommen, als von Anfang an beabsichtigt war.

Ehe ich zur Darstellung meiner Untersuchung übergehe, ist es mir eine besonders angenehme Pflicht, den herzlichsten Dank an meinen hochverehrten Lehrer Professor Dr O. ROSENBERG auszusprechen, der diese Untersuchung angeregt und sie während ihres ganzen Fortschreitens mit grossem Interesse verfolgt hat und mir im Zusammenhang mit ihr sowie auch sonst während meiner ganzen Studienzeit mit wertvollen Ratschlägen zur Seite gestanden ist.

II. Embryologie.

In dem jungen Blütenprimordium werden die vier Hüllblätter offenbar sukzedan gebildet (Fig. 1). Dagegen war es nicht möglich zu entscheiden, ob die Staubblätter sukzedan oder simultan angelegt werden: wenn ersteres der Fall ist, erfolgt dies sehr schnell. Erst nachdem der Vegetationskegel einen warzenförmigen Anfang zu der Samenanlage gebildet hat und die Hüll- und Staubblätter sich ziemlich weit entwickelt haben, differenzieren sich die zwei Fruchtblätter wie ein Wall um die Base der Warze aus.

Die Zahlenverhältnisse sind, wenigstens betreffs der Hüllblätter, sehr konstant. BAUER (1922, S. 290) fand bei seiner später erwähnten Untersuchung über den genetischen Zusammenhang zwischen den verschiedenen Blütentypen innerhalb der Familie *Polygonaceae* bei *Oxyria* niemals Meio- oder Pleiomerie. In einem Falle erhielt ich jedoch einen Querschnitt von einer teilweise trimeren Blüte: P 3, A 3+2, G 2.

Weitere Anomalien, die ich bei dem untersuchten Material gefunden habe, nämlich:

1. weitere abweichende Zahlenverhältnisse bei *Oxyria* und *Rheum*,

2. unvollständige Zusammenwachsung der Fruchtblätter bei *Oxyria*,

3. Zusammenwachsung von Hüll- und Staubblättern oder von Staub- und Fruchtblättern bei *Rheum*,

4. eigentümlicher Bau der Samenanlagen bei *Rheum*,

5. abweichende Zahl der Integumente bei *Rheum*,

6. zwei Nucelli innerhalb derselben Integumente bei *Rheum*,

7. eigentümliche Lage des Makroarchespors bei *Rheum*,

8. unregelmässige Tetradenteilung bei *Rheum* und Bildung von Pollenkörnern, denjenigen ähnlich, von denen SCHÜRHOFF (1923) bei *Calycanthus* berichtet,

9. mehrkernige Pollenkörner bei *Koenigia*,

sollen an anderer Stelle besprochen werden.

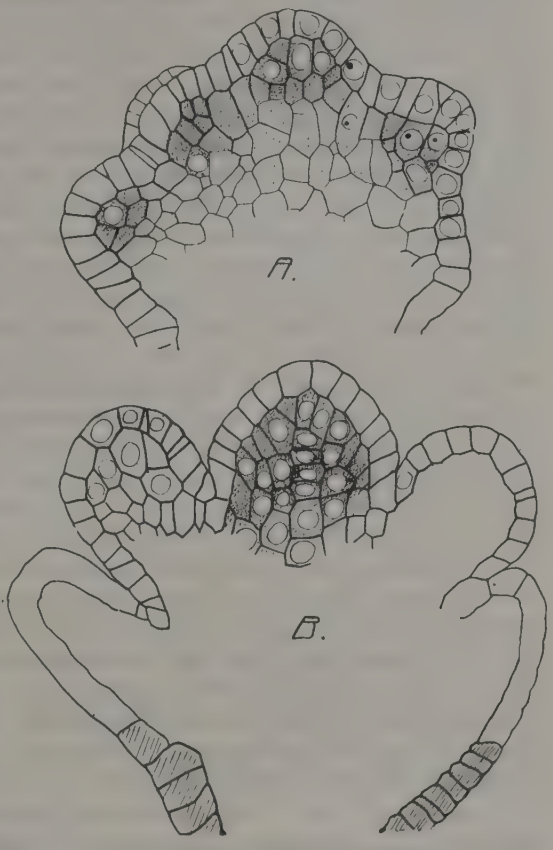


Fig. 1. *Oxyria digyna*. Sukzedane Stadien in der frühen Entwicklung der Blüte. 1700 × 1/8.

1. Die Entwicklung des Staubbeutels.

Normale Entwicklung. In dem jungen Staubbeutel fällt in jeder seiner Ecken eine subepidermale, einfache, axiale Reihe von Zellen durch stärkere Färbbarkeit und grössere Kerne auf. Dies sind die primären Archesporzellen. Durch eine perikline Wand wird jede von ihnen in eine äussere parietale Zelle und eine innere sekundäre Archesporzelle geteilt. Diese letztere wird erst antiklin, dann periklin geteilt, und bildet durch weitere somatische Teil-

ungen ein 4—6 Zellschichten breites, ungefähr ebenso tiefes und 15—20 Zellschichten hohes Gewebe von Sporenmutterzellen. Auch bei den übrigen untersuchten Arten der Gruppe *Rumiceae* erfahren die sekundären Archesporzellen ähnliche Teilungen; bei *Koenigia islandica, Pterostegia drymarioides* und *Polygonum perfoliatum* werden sie dagegen direkt zu Sporenmutterzellen.

Gleichzeitig mit dieser Entwicklung des Archespors werden innerhalb der Epidermis von der parietalen Zelle drei Zellenschichten gebildet. Auch diese Zelle teilt sich nämlich zuerst antiklin, und durch perikline und weitere antikline Teilungen entstehen 2 Zellschichten. Die äussere von diesen wird zum Endothecium, die innere teilt sich abermals periklin und ergibt nach aussen die Zwischenzellschicht, die ziemlich bald obliteriert wird, nach innen die Tapetenzellschicht. Die Wandbildung erfolgt also hier centripetal, eine Reihenfolge, die auch DUDGEON (1918) für *Rumex crispus* und HÅKANSSON (1923, S. 7) für *Umbelliferae* angeben, während die gewöhnliche Reihenfolge nach WARMING (1873) im allgemeinen centrifugal sein sollte, wie sie GUÉRIN (1919, S. 182) für *Labiatae* und ASPLUND (1920, S. 5) für *Valerianaceae* gefunden haben.

Was den Ursprung der Tapetenzellschicht betrifft, konstatiert SCHÜRHOFF (1926, S. 239) kategorisch: »Durch der Oberfläche parallel gehende Teilungen der auf die Epidermis folgenden Zellschicht wird die Bildung des Pollen bildenden Gewebes eingeleitet. Die innere Lage dieser Zellen liefert nach Abgabe der Tapetenzellen in weiteren Teilungen die Pollenmutterzellen.»

Aber ebenso wie hier bei *Oxyria* ist die Bildung der Tapetenzellschicht aus der parietalen Zelle das gewöhnlichste.

Wenn das sporogene Gewebe reif ist, Reduktionsteilung zu erfahren, haben die Tapetenzellen dasselbe Aussehen wie die Sporenmutterzellen. Ungefähr wenn die Sporenmutterzellen ihre Vorbereitungen zur Reduktionsteilung beginnen, erfahren gleichzeitig die Tapetenzellen — nicht synchron — gewöhnliche Äquationsteilung. Dabei werden die Nukleolen nicht aufgelöst und vernichtet, sondern in kleine tropfenähnliche Bildungen, »extranucleäre Nukleolen», geteilt, die sich in das Zytoplasma, vor allem in dessen Peripherie, legen. Während der Telophase und der Tochterkernbildung scheint indessen ein Teil von diesen Kleinnukleolen aufgefangen und den Tochterkernen einverleibt zu werden, die deshalb anfangs mit mehreren, aber kleinen Nukleolen ausgerüstet sind. Später wird ihre Anzahl reduziert, und schliesslich hat jeder Tochterkern eine grössere und meistens daneben eine oder ein paar kleinere Nukleolen. Wenn die Tochterkerne etwa die Grösse des Mutterkerns erreicht haben, verschmelzen sie miteinander. Der Kopulationskern teilt sich noch einmal — ungefähr in dem Diakinesestadium der Sporenmutterzellen — wobei ihre Hyperploidie durch sehr breite Spindeln zum Vorschein kommt. Es ist aber wahrscheinlich, dass die Tapetenzellen auch auf einem anderen Wege Zweikernigkeit erreichen können. Das Vorkommen 4-kerniger Zellen könnte dadurch erklärt werden, dass der primäre Tapetenzellkern durch zweimal wiederholte Zweiteilung 4 Kerne ergibt, worauf diese paarweise verschmelzen. In späteren Stadien sind also die Zellen 2-kernig. Sie scheinen aber bisweilen, ehe sie zerstört werden, durch weitere Kernverschmelzung einkernig werden zu können. Die Nukleolen, die während der Blütenperiode der Zellen gross sind und deren es oft mehrere in jedem Kern gibt, werden später immer weniger und kleiner. In dem Zyto-

plasma, das anfangs dasselbe Aussehen wie in den Sporenmutterzellen hat, treten schon nach der ersten Kernteilung Vakuolen auf, die immer zahlreicher werden. Gegen das Ende der Existenz der Zellen, ungefähr wenn das Exin der Pollenkörner feste Form anzunehmen beginnt, verschwinden sie wieder.

Die Sporenmutterzellen erfahren Reduktionsteilung in gewöhnlicher Weise nicht ganz gleichzeitig, sondern in deutlicher, wenn auch schneller, akropetaler Reihenfolge. Nach dem ziemlich langen Synapsisstadium werden für die Diakinese 7 Gemini gebildet, in denen die kurzen und dicken Chromosomen Seite an Seite liegen (Fig. 25 a). Die übrigen Stadien der heterotypischen und der homöotypischen Teilung liefern die 4 Kerne, wonach die Pollenmutterzelle nach dem Furchungstypus geteilt wird. In dem Vakuolenstadium des Pollenkorns wird der Kern geteilt, die generative Zelle wandert in die vegetative hinein und wird spindelförmig, worauf sich ihr Kern in zwei Spermakerne teilt, die klein und ebenfalls spindelförmig sind und ganz und gar von Hämatoxylin gefärbt werden. Ich habe die Teilungen der Mikroarchesporzellen mit grösster Sorgfalt verfolgt, um etwaige Störungen derselben entdecken zu können, die im Zusammenhange mit der unten erwähnten Degeneration ständen. Ich habe jedoch nicht mehr gefunden, als was JARETZKY über seine Untersuchungen von *Rumex flexuosus* berichtet. Zwar konnten die Partner eines Geminus' ziemlich weit von einander gerückt liegen, aber wirklich univalente Chromosomen habe ich niemals wahrnehmen können. Bei einer von JARETZKY (1928 a, S. 407) untersuchten *Oxyria elatior* war die Bindung der Chromosomen der 7 Gemini recht verschieden. Er sagt, »dass die Geminipartner nur in seltenen Fällen dicht beieinander lagen oder gar univalent erschienen. In der Regel liegen sie in geringer Entfernung als kurze, gedrungene Stäbchen parallel nebeneinander». Bei *Oxyria digyna* war die Metaphaseplatte (Fig. 25 b) immer mit 7 fast gleich grossen Gemini versehen, die in völligster Ordnung orientiert waren. In der Anaphase konnten zwar einzelne Chromosomen verspätet werden, aber niemals wurde eines oder mehrere von den übrigen abgesondert, alle wurden sie in der Telophase gesammelt. Auch die Teilungen der Mikrosporen erfolgten in grösster Ordnung.

Degeneration des Staubbeutels. Die Entwicklung des Staubbeutels kann aber oft gestört werden. Das Archespor oder das aus demselben emanierende Gewebe kann in jedem beliebigen Stadium Degenerationssymptome zeigen, während einer kurzen Periode ein kümmerliches Dasein führen und ziemlich bald zu Grunde gehen. DUDGEON (1918) hat ähnliche Degenerationsverhältnisse bei *Rumex crispus* ausführlich geschildert, JARETZKY (1927 b) bei *Rumex flexuosus*. Während bei *Rumex crispus* sowohl Teile eines Pollenfaches als auch ganze Pollenfächer von der Degeneration betroffen werden können, degenerieren bei der *Oxyria*-Blüte immer ganze Pollenfächer (eines—mehrere—alle), d. h. bei *Oxyria* wird das betreffende Pollenfach simultan vernichtet, bei *Rumex crispus*, wie auch bei dem von mir untersuchten *Rumex turcestanicus*, tritt die Degeneration wahrscheinlich in einem Punkt ein, und schreitet dann sukzedan über das ganze Pollenfach fort. So verhielt es sich auch nach JARETZKY bei *Rumex flexuosus*. Es scheint ein gewisser Zusammenhang zwischen dem temporalen und dem kvantitativen Auftreten der Degeneration zu bestehen, indem

sie desto mehr umfassend wird, je früher sie einsetzt. Wenigstens fand ich immer, dass alle Pollenfächer einer Blüte degenerierten, wenn die Degeneration in einem so frühen Stadium begann, dass das Archespor im Begriff war, sich auszubilden. Ob auch ein Zusammenhang zwischen der Umfassung der Degeneration und dem Platze der Blüten in dem Blütenstand, also auch der Zeit der Entwicklung der Blüten, existiert, habe ich nicht näher untersucht, aber ich habe doch wahrgenommen, dass Blüten, die vollständige und frühe Degeneration zeigen, unter den am spätesten entwickelten gewesen sind.

Die Degenerationssymptome treten natürlich verschieden auf, je nach den Stadien, in denen die betreffenden Zellen sich befinden. In einem sehr frühen Stadium, ehe dass Archespor sich als solches hat manifestieren können, werden die Zellen plasmaarm mit grosser Zentralvakuole. In solchen Beuteln befindet sich innerhalb der Epidermis in späteren Stadien keine Spur von Gewebe. Während der Reduktionsteilung und der Pollenteilung macht das degenerierte Plasma den Eindruck, dünnflüssiger als sonst zu sein, Plasmolysphänomene treten auf, die Chromatinelemente bekommen undeutliche Konturen und kleben zusammen. Die Zellen vermögen mit dem Zuwachs des Beutels nicht gleichen Schritt zu halten, und zuletzt liegen Tapetenzellen sowie mehr oder weniger entwickelte sporogene Zellen in der Mitte des Beutels als eine diffuse Masse, in der die Kerne oder zusammengeklebte Chromosomenklumpen als dunkle Körper erscheinen.

In Pollenfächern, wo das Exin der Pollenkörner begonnen hatte feste Gestalt anzunehmen, fand ich oft eine Situation, die ich als ein Degenerationsstadium betrachten musste. Die Wände der Tapetenzellen hatten sich aufgelöst, und der Inhalt der Zellen war wie ein Periplasmodium zwischen die Pollenkörner hinausgedrungen und hatte diese dicht mit einander verkittet. Diese Zwischensubstanz war von Hämatoxylin stark gefärbt worden. Auf dem ursprünglichen Platze der Tapete waren nur antikline Wandreste zu sehen.

Ich habe keine besonderen Kulturversuche ausgeführt, wodurch klargelegt werden könnte, inwiefern äussere Faktoren — Licht, Wärme, Ernährungsverhältnisse u. dgl. — die Dispositionen der variablen Entwicklungstendenz, die die Degeneration verursacht, beeinflussen, aber ich habe wahrgenommen, dass die Degeneration derjenigen Pflanzen, die auf Flachland (Umgegend von Stockholm) gezüchtet werden, stärker wird, als es an den natürlichen Standorten der Fall ist.

2. Die Entwicklung der Samenanlage.

Fig. 1 a zeigt, wie an der Bildung des Nuzellus ausser dem Dermatogen auch eine subepidermale Schicht des Periblems teilnimmt. Jede Zelle dieser Schicht erzeugt beim Zuwachs des Nuzellus durch perikline Teilungen eine, selbstverständlich dann und wann auch antiklin sich verdoppelnde Zellreihe (Fig. 1 b). Infolgedessen findet man, unmittelbar ehe eine Zelle oder Zellgruppe als künftiger Sporenerzeuger bezeichnet werden kann, eine zentrale Zellreihe und an der Seite derselben andere, die gegen die Epidermis um so mehr abbeugen, je weiter seitwärts sie liegen.

Das typische Makroarchespor der Polygonaceen. Bei bisher vorgenommenen Untersuchungen über die Entwicklung des makrosporogenen Gewebes bei Repräsentanten für die Fam. *Polygonaceae,* stellte es sich heraus, dass sie in etwa derselben Weise stattfindet, wie, nach meinen Beobachtungen, bei einer Mehrzahl *Rheum*-Arten, wo sie in folgender Weise vor sich geht.

Der junge Nuzellus ist so gebaut wie er für *Oxyria* beschrieben wurde. Wenn das innere Integument wie ein niedriger Wall an der Base des Nuzellus soeben angelegt ist, erweist sich die äussere Zelle in der zentralen Zellreihe durch ihre Grösse, ihren grossen Kern und ihre grosse Nukleole als künftige primäre Archesporzelle. Sie teilt nach aussen eine parietale Zelle, Deckzelle, ab, die durch antikline Teilungen übers Kreuz und meistens auch durch Anlegung perikliner Wände einen 2 Zellschichten dicken Deckzellkomplex bildet (Fig. 2). Der nach innen gelegene Teil, die sekundäre Archesporzelle, wird noch mehr vergrössert, vor allem in axialer Richtung und erfährt die heterotypische Teilung (Fig. 2 a, b), durch welche eine Dyade entsteht, in der die chalazale Zelle die bedeutend grössere ist. Bei der homotypischen Teilung (Fig. 2 c), die im allgemeinen in den beiden Dyadenzellen gleichzeitig stattfindet (bisweilen kann aber die kleinere etwas verzögert werden), ist die Spindel in der grösseren axial, in der kleineren mehr oder weniger diagonal gestellt, eine Anordnung der Spindeln, die sich am besten den Raumverhältnissen anpasst. Das Resultat der Teilung ist eine T-Tetrade (Fig. 2 d), in der die chalazale Spore am grössten ist. JAKOBSSON-STIASNY (1918, S. 69) hebt in einer embryologischen Untersuchung der *Aristolochiaceae,* wo sowohl lineare als vor allem T-förmige und quadratische Anordnung der Makrosporen vorkommt, hervor, dass T-Tetraden bei den Monochlamydeen ausserordentlich selten sind. Ausser der Fam. *Aristolochiaceae* enthält das Verzeichnis bei SCHNARF (1927, S. 97) nur *Urtica dioica*, *Cynomorium coccineum* und *Allionia nyctaginea*. Innerhalb der Gruppe *Rumiceae* scheint die T-Tetrade indessen die Regel zu sein, da die von mir untersuchten *Rheum*-Arten in den meisten Fällen, wo ich die Anordnung der Sporen bestimmen konnte, sie in der erwähnten Weise geordnet hatten, was auch bei *Oxyria* and *Rumex turcestanicus* der Fall war. Seinerzeit beschrieb DUDGEON diese Anordnung als die einzige bei *Rumex crispus* vorhandene. Wenn man auch einer T-förmigen Anordnung der Sporen eine allgemein systematische Bedeutung (NITSCHKE, 1914, S. 257) nicht beimessen kann, scheint sie wenigstens für die Gruppe *Rumiceae* ein gemeinsames Merkmal zu sein. Schon *Polygonum* hat, soweit es untersucht worden ist, lineare Anordnung (STRASBURGER, 1879, SOUÈGES, 1919). Einmal war bei *Rheum sanguineum* die T-förmige Tetrade umgekehrt, mit der mikropylären Spore grösser als die übrigen (Fig. 4 a).

Gewöhnlich ist es die chalazale Spore, die allein zum Embryosack keimt (Fig. 2 d—f). Ein paarmal fand ich auch ihre Schwesterzelle entwickelt. In beiden Fällen hatten die beiden Sporen 2-Kernstadium erreicht. Wenn die chalazale Spore keimt, wird sie zuerst in axialer Richtung bedeutend vergrössert und dringt durch gleitendes Wachstum an oberhalb gelegenen Zellen vorbei, gegen die Mikropyle vor (Fig. 2 f, 3). Vakuolen, sowohl oberhalb als auch unterhalb des Kernes, sind das Resultat dieses schnellen Wachstums. Schon wenn sie 2-kernig geworden ist oder gleich danach, hat sie die Epidermis bei

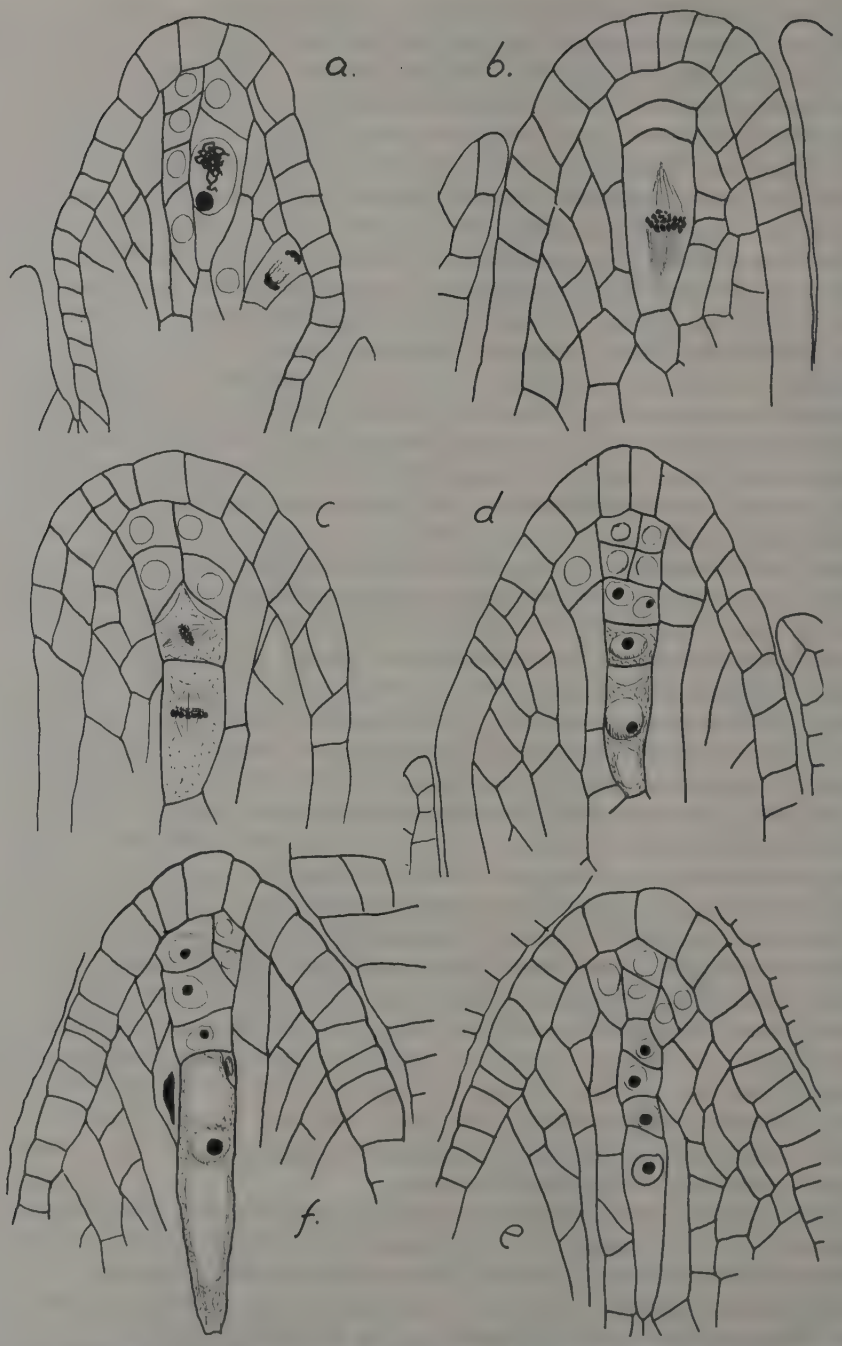


Fig. 2. Entwicklung des Makroarchespors bei *Rheum*. a EMZ in Synapsis, b EMZ in heterotypischer Metaphase, c homotypische Metaphase, d T-förmige Tetrade, e lineare Tetrade, f lineare Tetrade; die chalazale Spore ist zum 1-kernigen ES ausgewachsen. 1000 × 2/5.

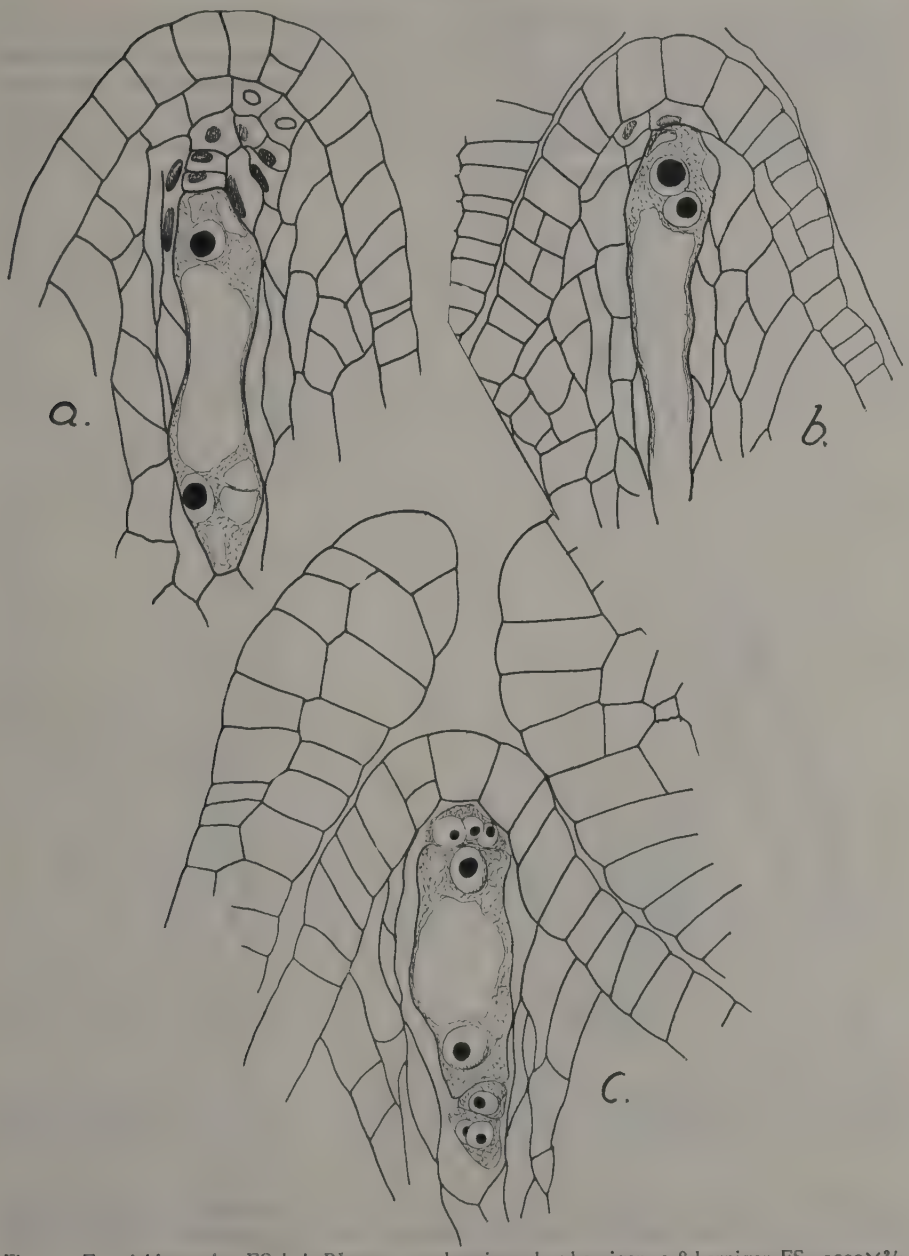


Fig. 3. Entwicklung des ES bei *Rheum*. a 2-kerniger, b 4-kerniger, c 8-kerniger ES. 1000×²/₅.

der Mikropyle erreicht. Sie hat da eine grosse Vakuole zwischen den beiden Kernen, von denen der obere sich dicht an das obere Ende des ES legt, während dagegen eine Vakuole sich gewöhnlich unterhalb des unteren befindet. Durch weitere Kernteilungen und die Orientierung der gebildeten Kerne, deren

Einzelheiten ich nicht Anlass habe hier zu schildern, bildet sich ein normaler 8-kerniger Embryosack. Ich möchte nur hervorheben, dass die Entwicklung der Spore ohne grössere Störungen in dem umgebenden Gewebe stattfindet, dessen Zellen gar kein Zeichen von Aktivität zeigen; sie werden bei dem gleitenden Wachstum des Embryosacks ein wenig zur Seite gedrängt und bei seiner zunehmenden Dicke obliteriert.

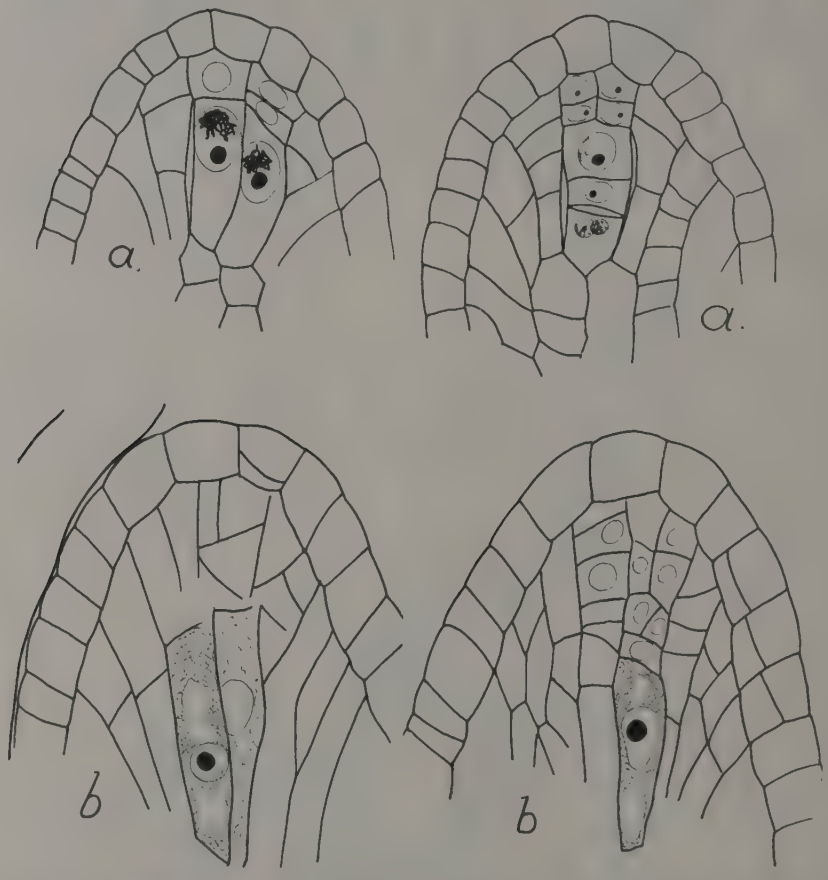


Fig. 4. *Rheum sanguineum*. a Zwei sukzedane Schnitte zeigen ein dreizelliges Archespor, von dem sich 2 EMZ in Synapsis befinden und die dritte sich zu einer verkehrten T-Tetrade entwickelt hat. b Zwei sukzedane Schnitte zeigen 2 T-Tetraden, wo bei jeder von beiden die chalazale Zelle zum 1-kernigen ES ausgewachsen ist. 1000 × 2/5.

Bei *Rheum rhaponticum* fand ich oft, bei *Rheum sanguineum* fast immer, dass 2—3 Archesporzellen entwickelt werden (Fig. 4), ungefähr gleichzeitig in Synapsis eintreten und sich auch weiter entwickeln.

Abweichende Ausbildung des Makroarchespors bei Oxyria. SCHÜRHOFF (1926, S. 526) gibt in seiner Charakteristik von *Polygonales* das Archespor als einzellig an. Bei *Oxyria* zeigt sich aber das Archespor schon von Anfang der Entwicklung an abweichend. Nicht nur die äussere Zelle der zentralen Zell-

reihe, sondern auch die zunächstliegenden und innerhalb befindlichen Zellen sind durch ihre Grösse sowie durch grosse Kerne und grosse Nukleolen sehr auffallend (Fig. 5 a). Auch hier wird, wenn nichts anderes eintrifft (siehe unten), eine Zelle oder 2—3 Zellen von denen, die (vielleicht am häufigsten) durch antikline Teilungen der äusseren Zelle in der zentralen Zellreihe entstehen, zum primären Archespor und entwickeln sich in derselben Weise, wie für *Rheum* beschrieben wurde (Fig. 5 b). Die Reduktionsteilung wird ohne Störungen durchgeführt (Fig. 6 a, b) und ich habe bei ES in verschiedenen Stadien die haploide Chromosomenzahl gezählt. Es gibt auch ein Mittel zur Entscheidung, ob diese haploiden ES Befruchtungsreife erreichen. Die Kerne der Antipoden teilen sich, wodurch diese Zellen zweikernig werden. Fig. 16 e zeigt eine Metaphaseplatte einer solchen Teilung mit 7 Chromosomen (= die haploide Zahl).

Oft (am häufigsten?) ist jedoch bei *Oxyria* die Entwicklung eine andere.

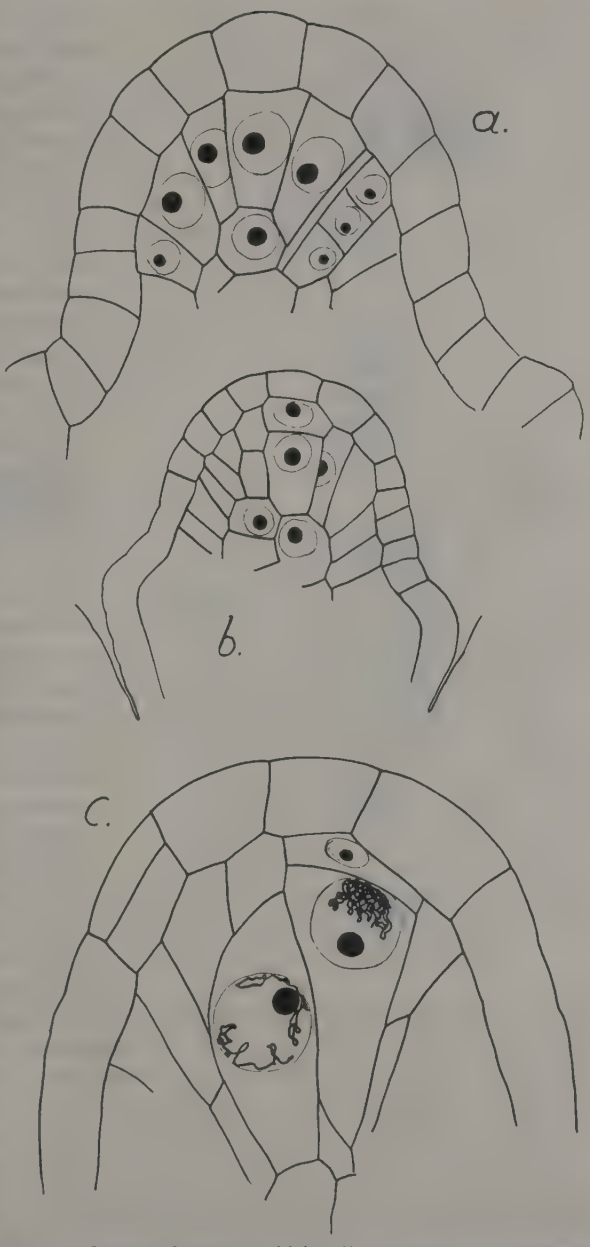


Fig. 5. *Oxyria digyna*. a Mehrzelliges primäres Archespor. b Eine primäre Archesporzelle hat sich in sekundäre Archesporzelle und Deckzelle geteilt. c EMZ (rechts) in Synapsis. Die linke grosse Zelle ist möglicherweise auch eine ordentliche EMZ. a und c = 4150 × 2/5, b = 2250 × 2/5.

Infolge der bei der Entwicklung dieses Archespors bestehenden eigenartigen Verhältnisse, und um die verschiedenartige Natur der fraglichen Zellen hervorzuheben, habe ich ihnen verschiedene Benennungen gegeben.

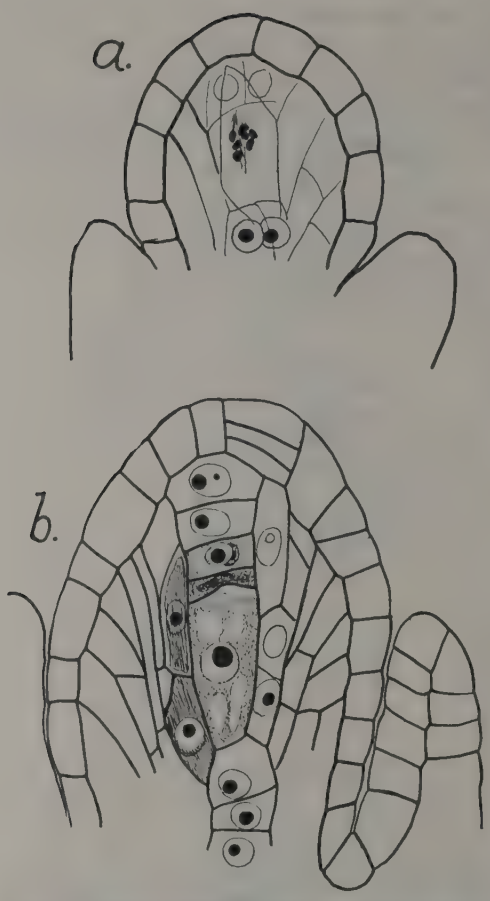


Fig. 6. *Oxyria digyna.* a EMZ (schief geschnitten) in heterotypischer Metaphase mit 7 Gemini. b T-Tetrade. Die chalazale Spore ist zum 1-kernigen ES ausgewachsen. 1700 × 1/2.

Den oben erwähnten Zellen, die, wie es bei nahestehenden Gattungen der Fall ist, zum primären Archespor werden und allmählich den ES konstituieren können, habe ich die Benennung ordentlich gegeben. Auch die normalen, sporogenen Deszendanten dieses Teiles des Archespors habe ich so benannt (ordentliche Zelle, ordentliche Archesporzelle, ordentliche EMZ, ordentlicher ES).

Nun kommt es aber vor, dass früher oder später auch die übrigen der genannten grossen Nuzelluszellen (Fig. 5 a) oder deren Deszendanten die Tendenz zeigen, sich in einer eigenartigen Weise zu entwickeln.

In späteren Stadien der Entwicklung des Nuzellus findet man oft rings um das ordentliche Archespor oder dessen Deszendanten eine bisweilen grosse Anzahl (ich habe bis zu 12 wahrgenommen) grosser Zellen mit grossen Zellkernen. Am meisten auffallend sind die Kerne dieser Zellen, wenn sie sich in einem Stadium befinden, das mit dem Synapsisstadium eine ausgeprägte Ähnlichkeit hat. Die Chromatinelemente sind nach der einen Seite des Kernes mehr oder weniger stark zusammengedrängt. Ich konnte Stadien beobachten, in denen das gesammelte Chromatinmaterial wie eine kompakte, wandgestellte Masse aussah, aber auch Stadien, wo der Knoten in Auflösung begriffen war. Oft bestand aber die einseitig gestellte, dunkle Zone aus einer mehr oder weniger dichten Anhäufung grösserer oder kleinerer Körner. Eine einseitige Anhäufung des Chromatinmaterials braucht nicht notwendig ein Zeichen begonnener Reduktionsteilung (Synapsis) auszumachen. So hat CHAMBERLAINS Bild (bei TISCHLER, 1922, S. 177) des Kernes der hypertrophierten »Jacket-Zelle» aus dem Protallium bei *Dioon* gewisse Ähnlichkeiten mit einer Synapsis, und sicherlich können sich gewisse Degenerations- (Pyknose-) Symptome in ähnlicher Weise äussern. Dass es sich hier um Synapsis (möglicherweise um eine Degenerationsform derselben) handelt, halte ich aus dem Grunde für wahrscheinlich, weil diese Bilder sich eben bei denjenigen Zellen wiederfinden, die in dem Proarchesporstadium (dem Stadium unmittelbar vor der Ausdifferenziierung des

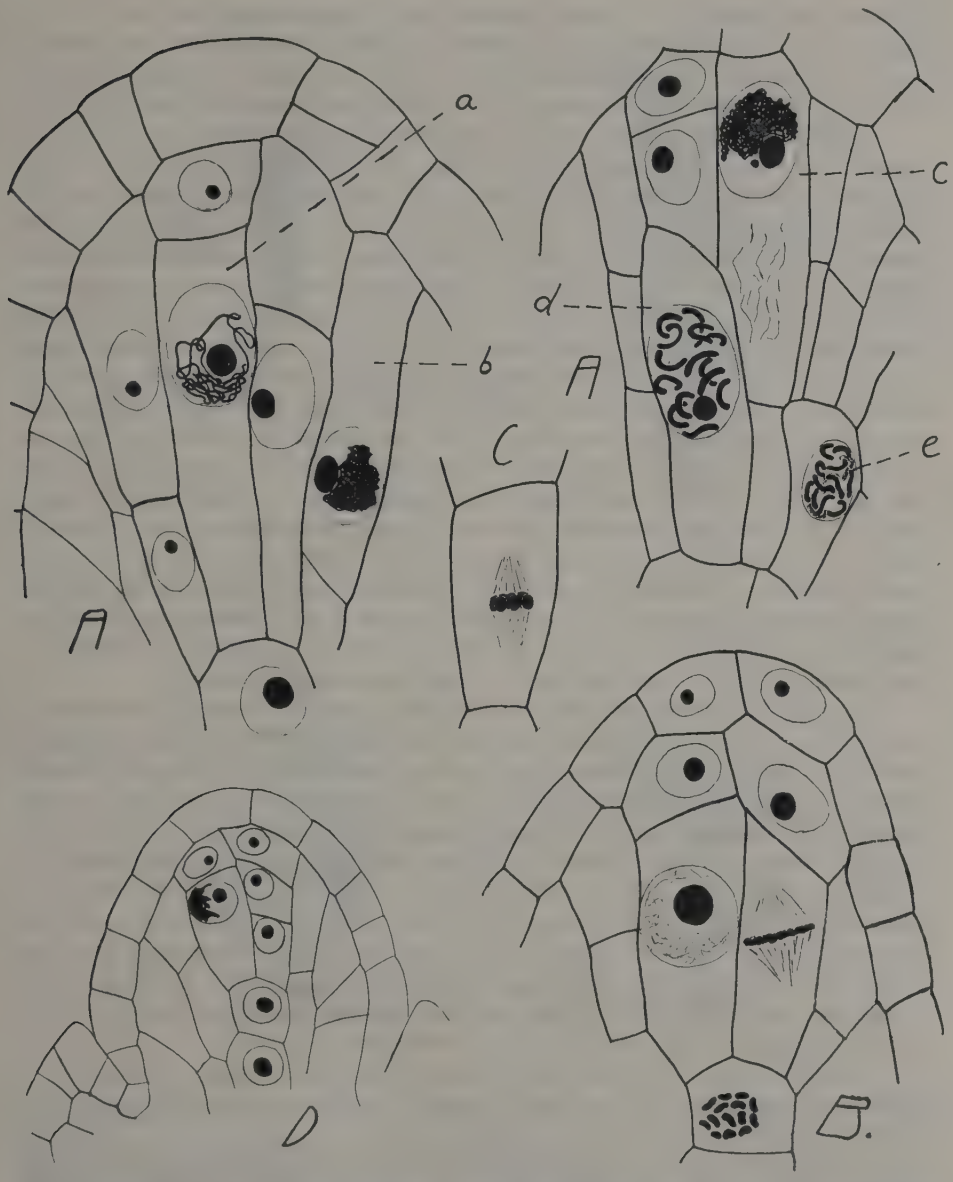


Fig. 7. *Oxyria digyna.* A Zwei sukzedane Schnitte durch den Nuzellus. a ist die ordentliche EMZ in Synapsis; b und c sind adventive Sporenmutterzellen, die, ohne »Deckzellen» abgeteilt zu haben, in Synapsis eingetreten sind; d ist eine Zelle, deren Kern 14 Chromosomen enthält. Die Grösse dieses Kernes im Vergleiche mit dem Kerne e, der auch 14 Chromosomen enthält, zeigt jedoch, dass etwas Besonderes sich vorbereitet. B EMZ (links) in Prosynapsis. Die rechte Zelle, die EMZ-ähnlich und mit einer »Deckzelle» versehen ist, befindet sich in Äquationsteilung. Die Metaphaseplatte ist nämlich von demselben Aussehen und etwa derselben Breite — 6,4 μ — wie die der gewöhnlichen Nuzelluszellen. C Eine heterotypische Metaphaseplatte. Sie ist nur 4 μ breit. D EMZ (links) in Synapsis. Rechts davon 2 Zellen, die wahrscheinlich durch eine solche Äquationsteilung entstanden sind, welche in B ersichtlich ist. A, B und C = 4150 × 2/5, D = 2250 × 2/5.

primären Archespors) und auch während der frühen Entwicklung des Archespors durch ihr Aussehen (grosse Zellen mit grossen Kerne) vermuten lassen, dass sie potentielle Archesporzellen sind. Ich habe auch vorgeschrittenere Stadien, die diakineseähnlich waren, bei diesen Zellen wahrgenommen (Fig. 8 a).

Diese Verhältnisse sind m. E. denjenigen entsprechend, die MURBECK (1901), STRASBURGER (1904) und BÖÖS (1917, 1924) bei den parthenogenetischen *Alchemilla*-Arten gefunden haben. Auch bei diesen Pflanzen findet sich ein axiles, ordentliches Archespor vor. Die um dieses herum stehenden Zellen müssen jedoch dem Aussehen nach zu urteilen auch dem Archespor zugezählt werden. Sie werden durch perikline Wände geteilt und die dabei entstehenden Zellen haben dasselbe Aussehen wie bei dem ordentlichen Archespor. Die äussere Zelle teilt sich zum Deckzellkomplex etwa so wie es bei *Rheum* beschrieben worden ist, und die innere Zelle ähnelt einer ordentlichen, sekundären Archesporzelle im Ruhestadium. Diese letzteren Zellen teilen sich durch Äquationsteilungen in 3—4-zählige Zellreihen. Etwa so verhält sich auch *Oxyria*, wie aus den Abb. 7 B, D zu ersehen ist. Bei den erwähnten Alchemillen haben die genannten Forscher unter den Deszendanten der potentiellen Archesporzellen, sowohl in den Zellreihen als auch in den Deckzellkomplexen (auch in denen der ordentlichen Archesporzellen), oft Kerne mit synapsisähnlichem Aussehen gefunden. MURBECK (1921, S. 20) erklärt deren Auftreten für Todeserscheinungen, aber BÖÖS, der auch solche Kerne in diakineseähnlichen Stadien fand, hebt hervor (1924, S. 215), dass diese Bildungen Anzeichen wirklicher — wenn auch nicht zu Ende geführter — Reduktionsteilungen sind.

In einem mehrzelligen, sporogenen Gewebe pflegen sämtliche Sporenmutterzellen ihre Reduktionsteilung gleichzeitig zu beginnen. Doch lässt sich eine, wenn auch geringe Ungleichzeitigkeit zwischen Deszendanten von verschiedenen primären Archesporzellen wahrnehmen. Die Entwicklung ist also wohl typisch synchron, aber nur wenn es sich um Sporenmutterzellen aus ein und derselben primären Archesporzelle handelt, wird hingegen um so mehr ungleichzeitig, je entferner die primären Archesporzellen mit einander verwandt sind. Die fraktionierte Bildung des Archespors bei *Oxyria* — dazu rechne ich auch die synapsisähnlichen Zellen — könnte in diesem Falle davon abhängen, dass die Zellen, die bei der Archesporbildung in Betracht kommen (die äussersten, subepidermal liegenden Zellen in jeder der »springbrunnenähnlich» gestellten Zellreihen), verhältnismässig entfernt mit einander verwandt sind.

Dass es sich hier doch um eine durch andere Umstände bedingte, sekundäre Entwicklung des Archespors handelt, geht meiner Meinung nach daraus hervor,

1. dass sie zu den verschiedenartigsten Zeiten stattfinden kann. Fig. 9 b zeigt eine Menge Zellen, die an Grösse zunehmen und eben im Begriff sind, den ordentlichen, in Teilung befindlichen, vierkernigen Embryosack zu verdrängen. Fig. 17 a zeigt einen Fall, wo eine sicherlich nicht ordentliche Zelle eben dabei ist, in einen Embryosack (man beachte die Vakuole!) umgewandelt zu werden und die ordentliche, sekundäre Archesporzelle zu verdrängen, deren Kern sich noch im Ruhestadium befindet;

2. dass die Kerne der an der Seite des ordentlichen Archespors liegenden, nicht ordentlichen Zellen das synapsisähnliche Aussehen annehmen können,

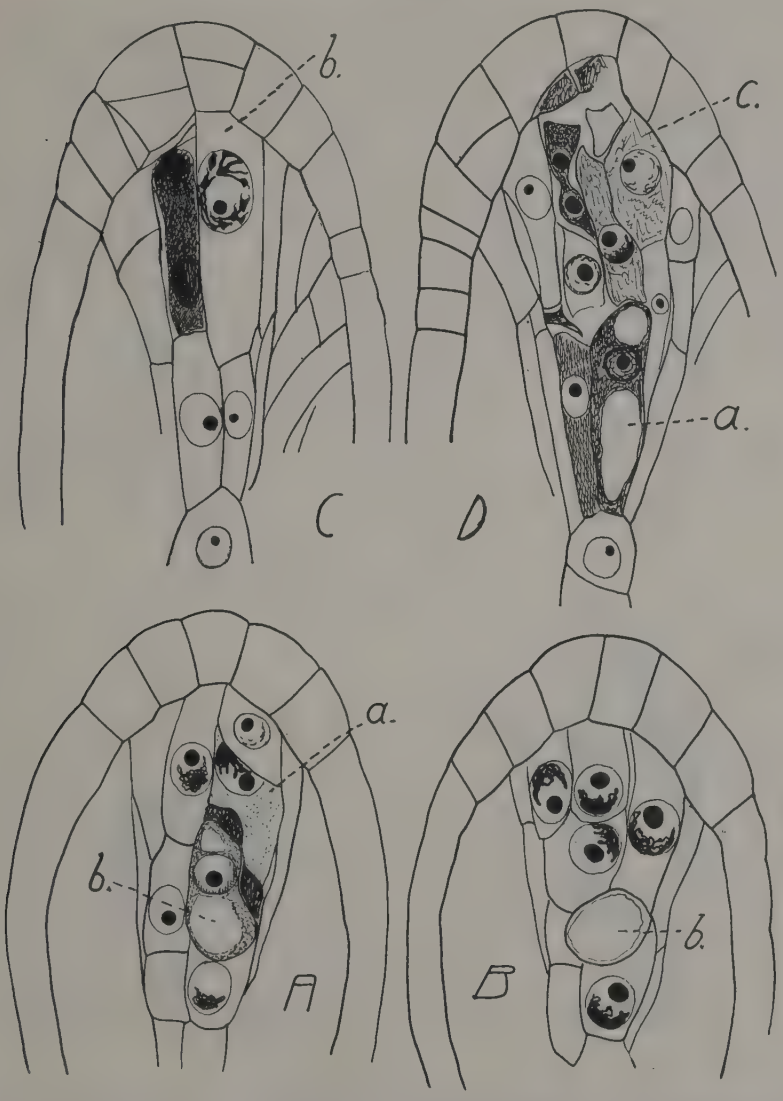


Fig. 8. *Oxyria digyna.* A, B Zwei sukzedane Schnitte zeigen, wie die ordentliche EMZ (a) degeneriert und von adventiven EMZ verdrängt wird. Die zweite Zelle von unten (b) in der Zellreihe ganz rechts ist zu einem 1-kernigen ES ausgewachsen. C, D Zwei sukzedane Schnitten. Der ordentliche, 1-kernige ES (a) — seine Schwestersporen befinden sich in dem nächsten Schnitte — degeneriert. Von den lateralen Zellen befindet sich b in Postsynapsis, wird aber wahrscheinlich die Reduktionsteilung nicht zu Ende führen können. Vermutlich wird c zu dem definitiven ES auswachsen. 2250 × 2/5.

ohne dass die Zellen mit einer zwischen ihnen und der Epidermis liegenden Deckzelle oder einem Deckzellkomplex ausgestattet sind (Fig. 7 A, 13, b);

3. dass auch Deszendanten von der Deckzelle der sekundären Archesporzelle sich, vor allem in axialer Richtung, bedeutend vergrössern und synapsisähnliches Aussehen annehmen können (Fig. 10 c).

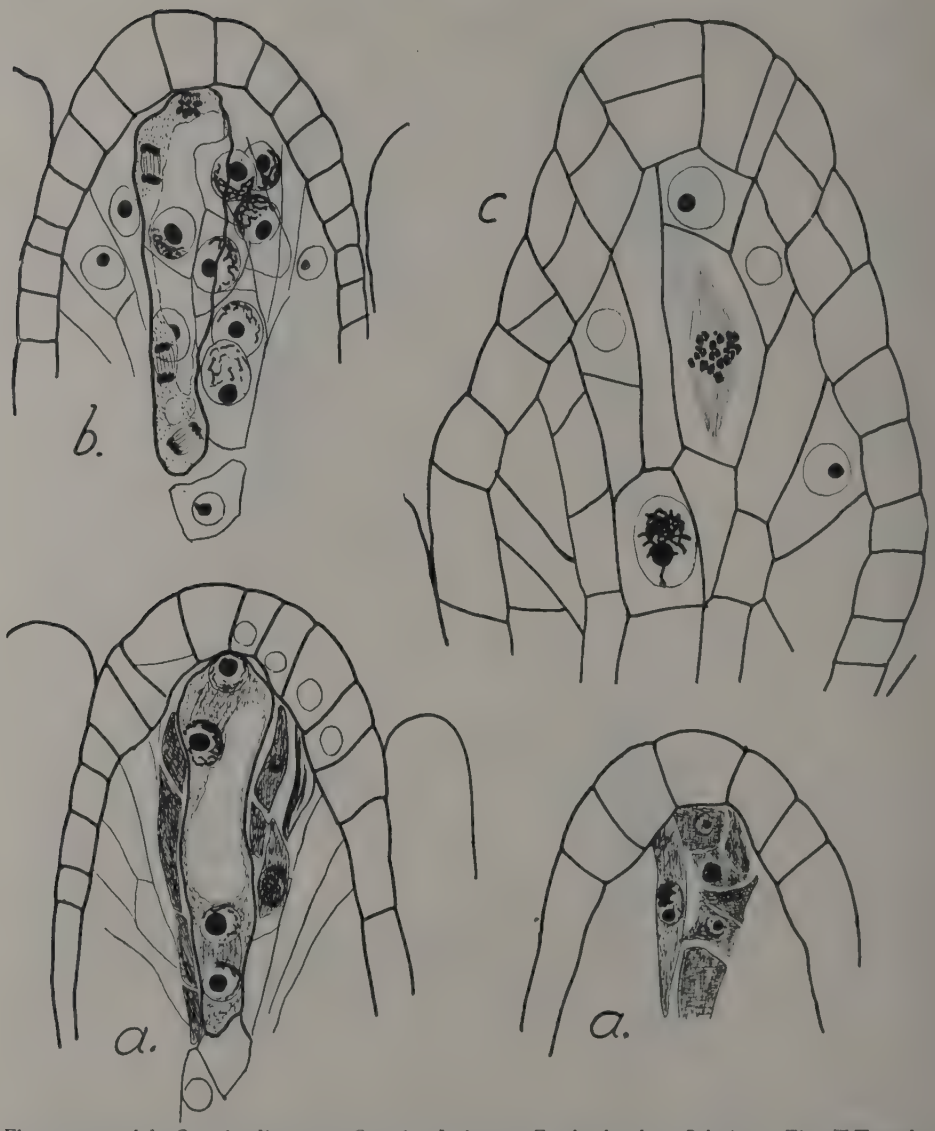


Fig. 9. a und b *Oxyria digyna*, c *Oxyria elatior*. a Zwei sukzedane Schnitte. Eine T-Tetrade ist von einem 4-kernigen, wahrscheinlich apomeiotischen ES (darauf deuten Chromatinmenge und Kerngrösse) verdrängt worden. Ausserdem ist eine subepidermale Zelle in synapsisähnl. Stadium vorhanden. b Ein 4-kerniger, in Teilung begriffener, haploider ES (mit 7 Chromosomen) ist im Begriffe von einer Menge sekundär sich entwickelnder Zellen verdrängt zu werden. Diese Zellen sind um so mehr synapsisähnlich, je näher der Epidermis sie liegen. c EMZ in heterotyp. Metaphase. Innerhalb derselben liegt eine Zelle, deren Kern sich in Synapsis befindet. a und b = 1700 × 1/2, c = 2250 × 1/2.

Da auch innerhalb der ordentlichen Zelle grosse Zellen liegen (Fig. 10 a, b), die freilich nur selten (Fig. 9 c) Symptome beginnender Reduktionsteilung, Synapsis, zeigen, aber doch an der sekundären Entwicklung teilzunehmen scheinen, so folgt daraus, dass die Entwickling in einer Zone rings um die

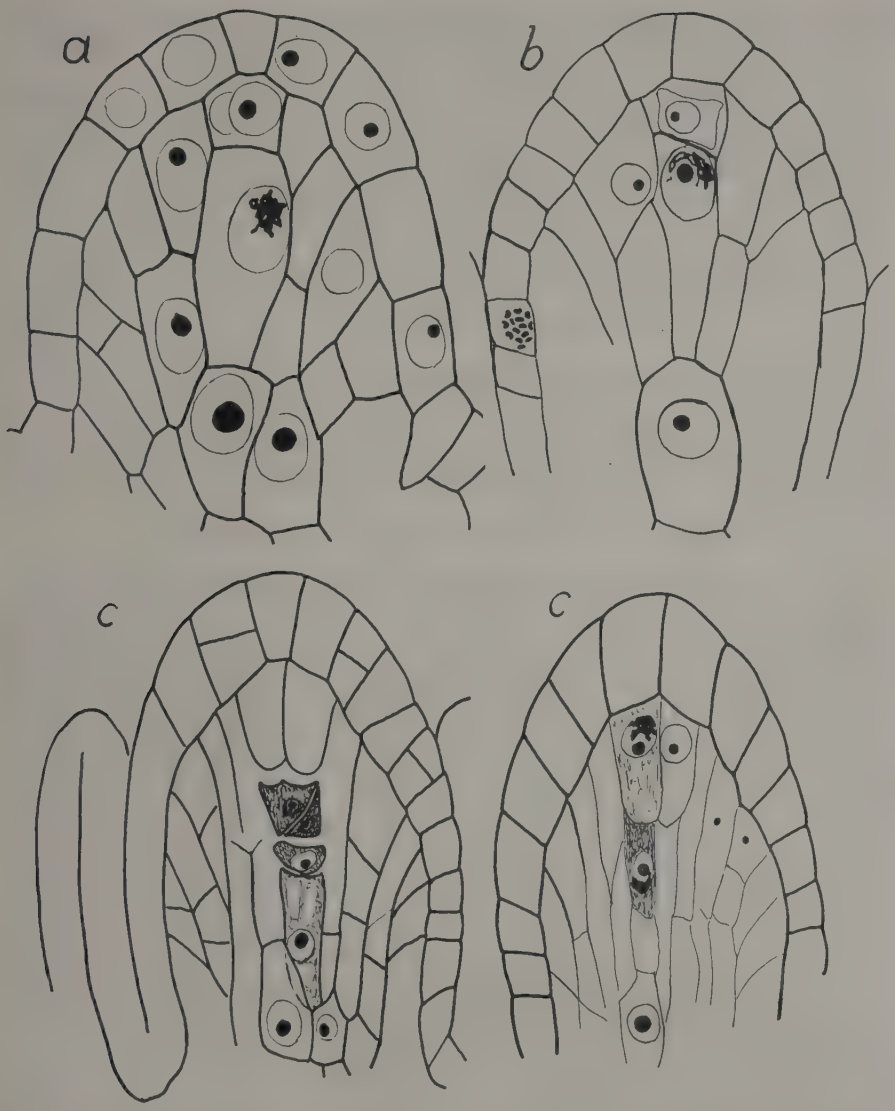


Fig. 10. a und c *Oxyria elatior*, b *Oxyria digyna*. a und b EMZ in Synapsis. Innerhalb derselben liegen Zellen mit grossen Kernen. c Die T-Tetrade mit dem 1-kernigen ES degeneriert. Zwei Deckzellendeszendanten und noch eine andere Zelle sind in synapsisähnliches Stadium eingetreten. Am chalazalen Ende der Tetrade liegen Zellen mit grossen Kernen, von denen eine die Tendenz zeigt sich weiterzuentwickeln. a und b = 2250 × 1/2, c = 1700 × 1/2.

ordentliche Zelle vor sich geht und Mitbewerber oder Stellvertreter für diese hervorruft. Diese mit der ordentlichen Zelle in verschiedenartigster Weise verwandten Zelle habe ich im folgenden adventive Zellen benannt.

Ihre Anzahl kann höchst bedeutend variieren, scheint aber in einem gewissen Verhältnis zu der Grösse der ordentlichen Zelle zu stehen. Je grösser

diese ist, d. h. je weiter sie in ihrer Entwicklung gekommen ist, um so grösser ist die umgebende Zone und um so zahlreichere adventive Zellen haben sich inzwischen durch Teilung ringsumher gebildet.

Die Ähnlichkeit mit den Verhältnissen bei den oben erwähnten *Alchemilla*-Arten wird dadurch erhöht, dass bei diesen auch die innerhalb der Archesporzelle befindlichen Zellen eine ausgeprägte Aktivität zeigen. Diese Zellen nennt MURBECK (1901, S. 8) Basalzellen; sie werden wiederholten Teilungen unterworfen und bilden eine in das Archespor hineinragende »Columella». Auch STRASBURGER (1904, S. 110) hat diesen Zellen seine Aufmerksamkeit gewidmet. Er sagt: »Derartige Basalzellen führen meist dichten Inhalt und grosse Nukleolen und stimmen darin mit den Teilungsprodukten des Archespors ebenfalls überein.»

Der Unterschied zwischen den beiden Gattungen ist jedoch der, dass bei den *Alchemilla*-Arten die sekundäre Entwicklung zu verhältnismässig bestimmten Zeiten vor sich geht, weshalb das Bild des sich entwickelnden Archespors jeweilig in gewissen Zeitpunkten ungefähr gleichartig ist. Bei *Oxyria* sind diese Bilder höchst verschieden, weil die sekundäre Entwicklung, wie gesagt zu den verschiedenartigsten Zeiten einsetzt, ja sie kann sogar gans ausbleiben.

Ein- oder mehrzelliges Archespor. Unzweifelhaft sind alle Nuzelluszellen periblemer Herkunft ursprünglich als potentielle Archesporzellen zu betrachten, aber von diesen hat, wenigstens scheinbar, meistens eine grössere oder kleinere Anzahl ihre Archespornatur verloren. Zu der Schwierigkeit bei der Beurteilung, was man zu einem potentiellen Archespor zu rechnen hat, kommt noch die zu entscheiden, wie weit zurück in die Samenanlage sich das Makrosporangium erstrecke. VERMOESEN (1911, S. 120) führt die Herkunft des potentiellen Archespors bei *Orchidaceae* bis auf die subepidermale Schicht in der Urplazenta an der Innenseite der Fruchtblätter zurück, wodurch sogar den Zellen des Funikulus Archespornatur zuerkannt wird.

Diese von der subjektiven Beurteilung abhängende Unsicherheit betreffs des Zeitpunktes, in dem ein Gewebe als funktionierendes sporogenes Gewebe ausdifferenziert wird, d. h. wann in einem Eusporangium ein grösserer oder kleinerer Teil eines embryonalen Periblems, in dem ja gewöhnlich die Kerne gross sind, die Eigenschaft eines Archespors annimmt, wird eliminiert oder wenigstens vermindert, wenn man nach SCHNARF (1927, S. 67) ansieht, dass eine Archesporzelle oder ein Archespor vorliegt, sobald »eine Zelle oder ein Zellkomplex durch solche Differenzierungen gekennzeichnet ist, welche die Sporenbildung einleiten.»

Das erste unzweideutige Zeichen, dass eine primäre Archesporzelle vorliegt, durfte in diesem Falle wie beim Mikrosporangium das Abteilen einer Deckzelle ausmachen. Wenn eine solche Deckzelle nicht abgeteilt wird — bei einigen crassinucellaten und den meisten tenuinucellaten Samenanlagen — entstehen aufs neue Schwierigkeiten, und in diesen Fällen muss eine andere Differenzierung, nämlich das Anzeichen einer wenigstens begonnenen Reduktionsteilung (Synapsis) als Indikator sporogenen Gewebes verwendet werden.

Schon das Bild, das man von dem Makrosporangium bei *Oxyria* hat, ehe sekundäre Entwicklung eingetreten ist, lässt vermuten, dass die mit grossen

Kernen ausgestatteten Zellen, die rings um die ordentliche Zelle liegen, potentielle Archesporzellen sind, und dass also dieses Archespor unter demjenigen Typus eingereiht werden kann, auf den sich SCHNARFS Bemerkung (1927, S. 72) bezieht: »Der Übergang zwischen II» (mit mehreren primären Archesporzellen, die je eine Deckzelle abteilen) »und III» (mit in der Regel einer Archesporzelle, die eine Deckzelle abteilt) »bilden solche Fälle, wo eine grössere Anzahl 'potentieller' Archesporzellen angegeben sind, aber nur eine, gewöhnlich zentral gelegene, zu weiterer Entwicklung auserlesen wird.»

Da während der fraktionierten Entwicklung bei *Oxyria* wenigstens einige dieser potentiellen Zellen durch Eintreten in ein synapsisähnliches Stadium unzweideutig ihre Archespornatur zeigen, muss man hier das Archespor als mehrzellig betrachten.

Bemerkenswert für dieses Archespor ist, nebst der Fraktionierung, dass sich in der zweiten Etappe

I. Zellen aus der parietalen Partie des ordentlichen Archespors und II. Zellen aus dem potentiellen Archespor, ohne Abteilung einer Tapetenzelle, entwickeln.

I. Die meisten Beobachtungen scheinen dafür zu sprechen, dass die von einer Archesporzelle abgesonderte Deckzelle oder der von dieser letzteren gebildete Zellkomplex vollständig somatisiert worden ist, (um eine mechanische, sekretorische oder andere Aufgabe zu erfüllen). Es gibt jedoch verschiedene Fälle, wo dieser Gegensatz zwischen den zwei Teilen der primären Archesporzelle vermindert oder sogar ganz ausgetilgt worden ist. So können nach HOLMGREN (1913) die Tapetenzellen bei *Butomus umbellatus* dermassen variieren, dass sie alle Eigenschaften einer Embryosackmutterzelle zeigen, und CAMPBELL (1905) fand bei *Anthurium violaceum* var. *leucocarpum* eine Deckzelle, die so gebaut war, dass er sie als einen 4-kernigen Embryosack deutete. Schon diese zwei Beispiele lassen erkennen, dass wenigstens gewisse Deckzellen latente Archesporeigenschaften besitzen, und das Verhalten bei *Oxyria* zeigt, dass sie, wie die übrigen potentiellen Archesporzellen in irgend einer Weise daran gehindert werden, an der Entwicklung des ordentlichen sporogenen Gewebes teilzunehmen, dass sie aber, wenn irgend ein Umstand weitere Entwicklung notwendig oder möglich macht, ihre Archespornatur offenbaren.

Einen diesen Verhältnissen gewissermassen gleichartigen Fall hat STENAR (1925) bei einigen Malvaceen gefunden. Bei diesen teilt sich die subepidermale Archesporzelle periklin, die Tochterzellen setzen die Teilungen sowohl periklin als auch antiklin fort, und die unterste Zelle bildet was STENAR (1925, S. 14) als definitive Embryosackmutterzelle bezeichnet. Von den oberhalb liegenden Zellen, die am häufigsten als gewöhnliche Deckzellen auftreten, »verhalten sich eine oder mehrere ... Zellen anders. Sie werden gross, und dasselbe gilt von ihren Kernen und Nukleolen. Sie werden später zu Embryosackmutterzellen. Im Gegensatz zu der definitiven bezeichne ich sie als akzessórische Embryosackmutterzellen ... Sie sind stets aus den Deckzellen der definitiven Embryosackmutterzelle oder ihren Teilungsprodukten entstanden.» Es geht weder aus der Beschreibung, noch aus den Figuren, vollkommen deutlich hervor, ob es sich so verhält wie SCHNARF (1927, S. 69) es deutet, nämlich dass die akzessorischen EMZ unmittelbar als Deszendanten der durch die

erste perikline Wand gebildeten, sekundären Archesporzelle entstehen, oder ob sie ausserdem aus den Teilungsprodukten der primären, parietalen Zelle entstehen können. Jedenfalls kann man hier, gemäss der früher gegebenen Definition des Archespors, nicht von einem mehrzelligen Archespor reden.

Es sind also gewisse Ähnlichkeiten zwischen den Archesporen bei diesen Malvaceen und *Oxyria* vorhanden — die sekundäre Bildung von Spormutterzellen aus Deszendanten der primären Archesporzelle — aber noch grössere Verschiedenheiten:

1. bei *Oxyria* besteht das sekundär entwickelte Archespor auch aus anderen Zellen als den erwähnten,
2. bei *Oxyria* geht die ordentliche Zelle bei dem Erscheinen der adventiven Zellen (wahrscheinlich immer) zugrunde.

Infolge dieser Verschiedenheiten dürfte es notwendig sein, denjenigen Zellen aus dem Makroarchespor bei *Oxyria*, die bei der sekundären Entwicklung in ein synapsisähnliches Stadium eintreten eine andere Benennung als akzessorisch zu geben. Ich möchte sie wie auch die übrigen, sekundär in Synapsis eingetretenen Zellen als adventive Sporenmutterzellen bezeichnen.

Als solche möchte ich auch diejenigen Zellen bezeichnen, die zwar keine Reduktionsteilungszeichen zeigen, aber doch Deszendanten derselben subepidermalen, lateralen, also potentiellen Archesporzellen sind, von deren Teilungsprodukten eine oder mehrere Zellen Reduktionszeichen aufweisen. Etwa so wie es bei den parthenogenetischen Alchemillen der Fall ist, wo die lateralen Archesporzellen, nachdem sie Deckzellen abgegeben haben, somatische Teilungen durchführen bis zur Bildung von 3—4-zelligen Reihen.

II. Da es sich so verhält, dass die erwähnten Deckzellen, die unmittelbar unter der Epidermis liegen, unter Umständen in Synapsis eintreten können, dürfte es weniger überraschend erscheinen, dass in einem potentiellen, mehrzelligen Archespor wie diesem auch die nebenan, unmittelbar unter der Epidermis liegenden Zellen, bei der erneuten Entwicklung direkt in Synapsis eintreten können.

Entwicklung des adventiven Teiles des Archespors. Die Verhältnisse während der sekundären Entwicklung waren schwer klarzulegen, und verschiedenes bedarf vielleicht noch einer Erklärung.

Mehrmals sind die Schwierigkeiten erwähnt worden, die mit der Untersuchung der Polygonaceen oder ähnlicher Pflanzen verknüpft sind, die nur eine Samenanlage in jeder Blüte haben und wo die Blüten eine so verschiedenartige Lage in dem Blütenstand einnehmen, dass es sich zum Zweck der Orientierung kaum vorteilhaft gezeigt hat, grössere Teile eines Blütenstands gleichzeitig einzubetten und zu schneiden. Eine andere Schwierigkeit lag darin, dass bei der Entwicklung der adventiven Zellen ein solches Gedränge in diesem Teil des Nuzellus und ein solches Durcheinander von Zellen entstand, dass es beinahe unmöglich war zu entscheiden, welche Zellen bei einer eventuellen Teilung zusammengehört hatten.

Die Frage, ob welche und ev. wie viele von den adventiven Zellen die Entwicklung fortsetzen, und ob eine Zellteilung, der Tetradenteilung entsprechend,

möglicherweise mehr oder weniger reduziert, in der Entwicklung zum Embryosack bei einer solchen adventiven Zelle vorliegt, hat daher viel Mühe verursacht. Vor allem betreffs der Beurteilung der an der Seite des ordentlichen Archespors liegenden, adventiven Zellen machen sich die im Zusammenhang mit Fig. 7 B später erwähnten Schwierigkeiten besonders geltend. Fig. 5 c und 7 A, geben weitere Beispiele davon.

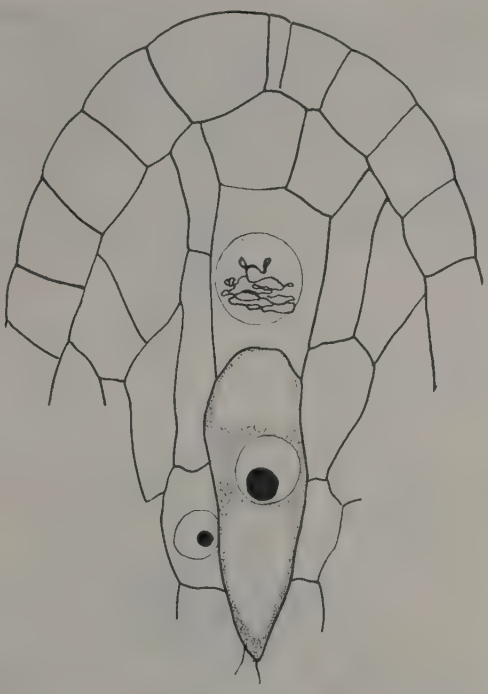


Fig. 11. *Oxyria digyna.* Innerhalb der ordentlichen EMZ, die sich in Synapsis befindet, hat sich ein ES ausgebildet. 415 0 × 1/8.

Wie gross solche Schwierigkeiten sind, geht daraus hervor, dass betreffs der Verhältnisse der oft erwähnten Alchemillen, so hervorragende Forscher wie MURBECK und STRASBURGER zu ganz verschiedenen Ansichten kamen, trotzdem sie mehrere tausend Blüten geschnitten hatten. MURBECK (1901) gelangte zu der Ansicht, dass die ES aus den Deszendanten der lateralen, somatisch geteilten Archesporzellen hervorgehen, während das axile Archespor zugrunde geht; STRASBURGER (1904) dagegen, dass eben dieses nach Umstimmung zur Äquationsteilung als EMZ fungiert.

Ob eine oder einige der Zellen, in denen der Kern sekundär in ein synapsisähnliches Stadium eingetreten ist, die Entwicklung fortsetzen, sei es durch Vollendung der Reduktionsteilung oder, nach Umstimmung (Fig. 7 A—B), durch Äquationsteilung, weiss ich nicht; ich habe nichts gefunden, was mit Bestimmtheit für das eine oder das andere sprechen könnte. Ein paarmal habe ich Bildungen gefunden, die man als zwei Tetraden deuten könnte, aber diese können in derselben Weise entstanden sein, wie sie für *Rheum sanguineum* beschrieben worden sind, d. h. aus zwei ordentlichen Sporenmutterzellen.

Dass diese Zellen doch das Synapsisstadium überschreiten können, wurde schon früher erwähnt (Fig. 8 A).

Doch wachsen Zellen dieses lateralen adventiven Archespors zu ES aus. Solche Zellen in verschiedener Lage und in mehr oder weniger vorgeschrittenem Stadium zeigen die Fig. 8 A, B, C und D.

Mehrere Zeichen deuten darauf hin, dass auch eine von den innerhalb der ordentlichen EMZ befindlichen Zellen (Fig. 5 a, b, 7 A, 10 a, b) weiter entwickelt werden kann; sie scheint an Grösse zuzunehmen und direkt — ohne Teilung — das Aussehen eines ES anzunehmen.

Fig. 10 c zeigt eine solche grosse, basale Zelle, die Neigung dazu verrät,

sich weiter zu vergrössern und durch gleitendes Wachstum an oberhalb befindlichen Zellen vorbeizudringen. Fig. 11 zeigt einen einkernigen ES, der aus der Region innerhalb der ordentlichen EMZ stammt.

Ob eine laterale oder basale Zelle sich zum ES entwickelt, ist von demjenigen Zeitpunkt abhängig, an welchem die sekundäre Entwicklung beginnt. Wenn dies früher geschieht, so zeigen vor allem die Basalzellen Tendenzen heranzuwachsen; später scheinen sie die Fähigkeit zur Entwicklung verloren zu haben. Wenn ein ES in einem so fertigen Stadium, wie Fig. 14 es darstellt, degeneriert, scheinen auch die lateralen Zellen ausser Stande zu sein sich weiterzuentwickeln.

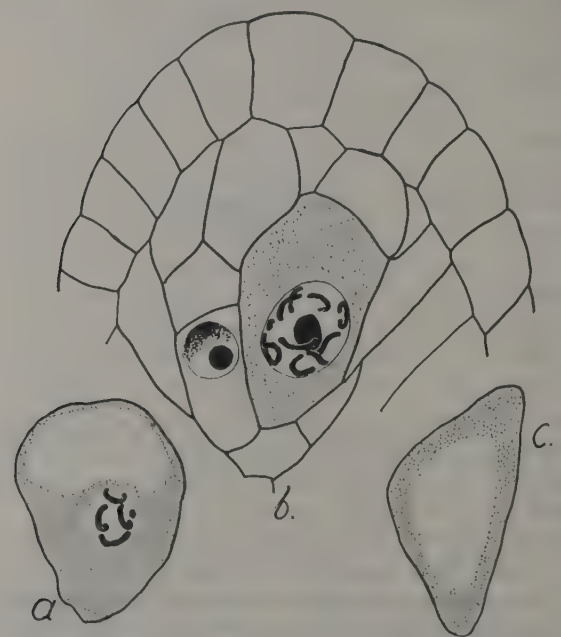


Fig. 12. *Oxyria digyna*. Drei Schnitte eines 1-kernigen ES, dessen in Prophasestadium befindlicher Kern 14 Chromosomen enthält. Dieser Kern (mit dem Vol = etwa 330 μ^3) ist etwa so gross wie der Prophasekern der Fig. 7 A. Die linke Zelle, deren Kern sich in Synapsis befindet, ist die ordentliche EMZ. 4150 × 3/8.

Diese dritte Art von Nuzelluszellen, die an der sekundären Entwicklung teilnehmen, weist also gar keine der Differenzierungen auf, die eine beginnende Sporenbildung anzeigen. Sie scheinen direkt zu ES auszuwachsen. Hierbei ist ihnen sowohl ihre Lage in Hinsicht auf die Nahrungszufuhr, als auch ihre somatische Natur (siehe unten) förderlich. Derartige Zellen waren es vermutlich, die ROTH (1907) beobachtete, und die in der Einleitung dieser Darstellung erwähnt wurden. Selbst habe ich auch solche Zellen bei *Rumex turcestanicus* wahrgenommen, hatte aber nicht Gelegenheit, ihrer Entwicklung zu folgen. Ich fand jedoch bei dieser Pflanze einen Fall (Fig. 15 c), wo zwei ES eine solche Lage zu einander einnahmen, dass die untere von ihnen aus einer derartigen Zelle entstanden sein konnte.

Von weiteren Fällen, wo basal gelegene Nuzelluszellen zu ES auswachsen, wird später gesprochen werden.

Chromosomenzahlenverhältnisse. Schon diese eigenartige, sekundäre Entwicklung erweckte den nahe zur Hand liegenden Gedanken, dass sie ein Korrelationsphänomen sei, das mit der bei *Oxyria* vorkommenden Degeneration sicherlich in Zusammenhang steht, welche Degeneration sporogenes (auch makrosporogenes) Gewebe angreift und ausserstande zu setzen scheint, die Reduktionsteilung oder die Entwicklung der Spore durchzuführen. Dass also diese korrelative Entwicklung vielleicht in der Ausbildung von Embryosäcken resul-

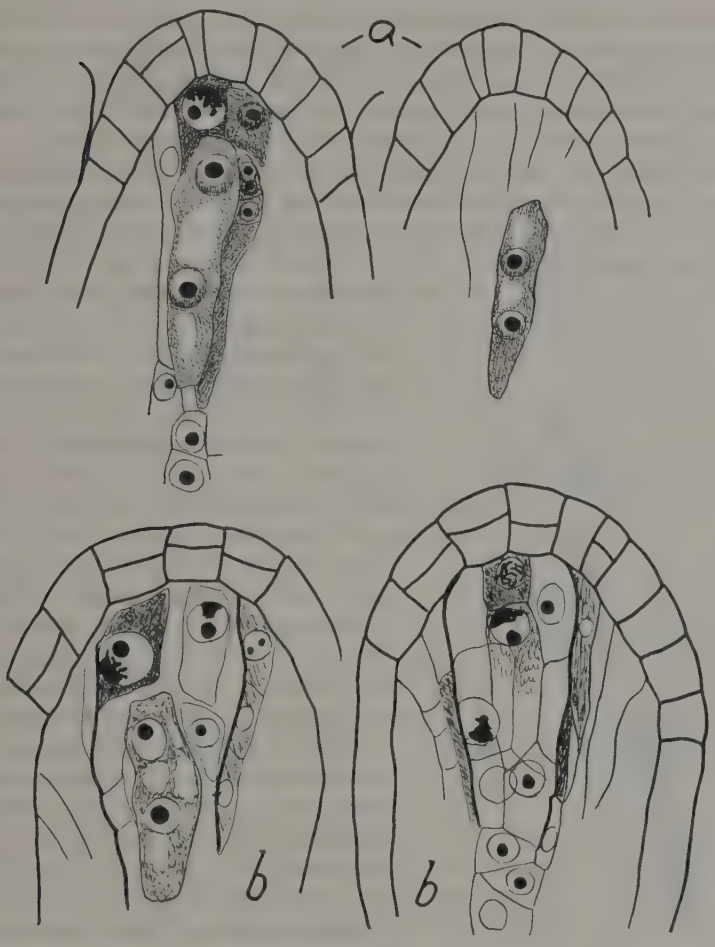


Fig. 13. *Oxyria digyna*. a Die T-Tetrade, deren chalazale Spore zum 2-kernigen ES ausgewachsen ist, steht im Begriffe von einem 2-kernigen ES, zu dem ich keine Schwestersporen finden konnte, verdrängt zu werden. Die Kerne des letzteren sind etwa doppelt so gross wie des ersteren. Daneben ist eine subepidermale Zelle in ein synapsisähnliches Stadium eingetreten. b Die in Synapsis befindliche ordentliche EMZ wird von einem 2-kernigen ES verdrängt. Drei Zellen, davon zwei subepidermale, sind sekundär entwickelt und in Synapsis eingetreten. Das Gebiet der Aktivität des Archespors, das im Nuzellus scharf hervortritt, ist in der Figur durch grobe Linien markiert. 1700 × 1/2.

tiere, die sich trotz der degenerierenden Tendenz hätten entwickeln können und deshalb möglicherweise diploider Art wären. Völlige Klarheit hierüber war selbstverständlich nur durch Auffindung der Chromosomenzahlenverhältnisse zu gewinnen.

Hier ergeben sich jedoch weitere Schwierigkeiten, die daraus erwachsen, dass ein Archespor ein- bis mehrzellig ist. Wenn es im Nuzellus nur eine Archesporzelle gibt, hat man in solchen Fällen die Aufmerksamkeit nur auf diese durch ihre Lage wohl definierte Zelle zu richten. Es lässt sich dann verhältnismässig leicht entscheiden, ob sie Reduktions- oder Äquationsteilung erfährt.

Ganz anders werden die Möglichkeiten, wenn es sich um ein Archespor handelt, wie es *Oxyria* besitzt, das aus einer einzigen Zelle, aber auch aus einer grösseren Anzahl Zellen bestehen kann. Ich möchte dies mit Fig. 7 B verdeutlichen. Diese zeigt, wie von den zwei grossen, axial gestreckten Zellen die eine sicherlich eine Archesporzelle ist, die sich in frühem Leptonemastadium befindet. Die andere Zelle, von der man nicht sagen kann, ob sie zum Archespor gehört oder nicht, und über deren weiteres Schicksal man also nichts weiss, obgleich sie mit einer »Deckzelle» versehen und von derselben Grösse und Form wie die danebenliegende Archesporzelle ist, befindet sich in somatischer Metaphase, was aus der Breite der Spindel hervorgeht. Der Durchmesser der Metaphaseplatte ist 6,5 μ. Etwa dieselbe Breite haben auch die Metaphaseplatten der gewöhnlichen, somatischen Zellen des Nuzellus (Fig. 25 c), während die entsprechenden Platten der heterot. Teilung etwa 4 μ breit sind (Fig. 7 C). Diese Figur ähnelt den Figuren sehr, die MURBECK (1901 Fig. 10, 63) und BÖÖS 1924 Fig. 4) für das entsprechende Stadium der parthenogenetischen Alchemillen wiedergegeben haben. Beweisend werden in diesem Falle die Chromosomenzahlen erst, wenn sie in Zellen gefunden werden, die sich schon als ES manifestiert haben. In solchen Fällen ist aber gewöhnlich der Zusammenhang zwischen den verschiedenen Zellen so lose geworden, dass ihre Zusammengehörigkeit schwer oder unmöglich zu bestimmen ist.

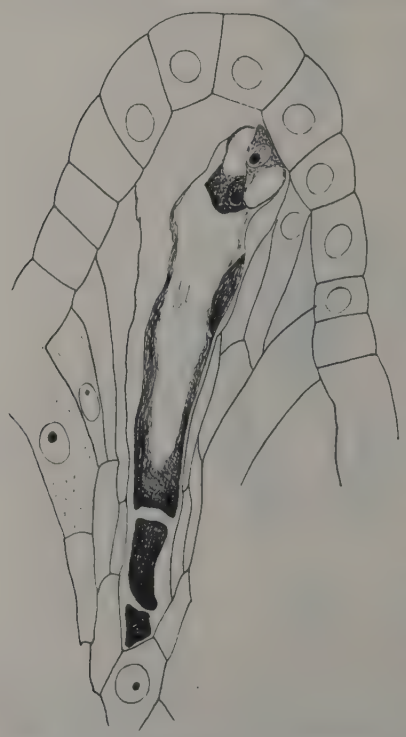


Fig. 14. *Oxyria digyna.* Degenerierter, reifer ES. Die umgebenden Zellen sind nicht imstande sich sekundär zu entwickeln. 2250 × 1/9.

Ich habe zwar einige solche Fälle wahrgenommen, die für ein fakultatives Entstehen diploider ES sprechen, für völlig beweisend halte ich aber nur den Fall, den Fig. 12 darstellt. Diese zeigt einen einkernigen ES im Vakuolstadium, und der Kern enthält 14 Chromosomen (ein paar Chromosomen sind vom Messer entzweigeschnitten), also die diploide Zahl. Dieser Kern hat auch etwa dieselbe Grösse (Vol. = etwa 330 μ^3) wie die somatischen Prophasekerne (Fig. 7 A), die in den grossen adventiven Zellen neben den ordentlichen Archesporzellen oder ihren Deszendanten liegen.

Ich habe auch untersucht, ob bei den Embryosäcken Ungleichlichheiten betreffs der Kerngrösse vorkommen. Da die Beobachtungen zeigen, dass die Kerngrösse nach jeder Teilung im Embryosack abnehmen kann, was darauf zurückzuführen ist, dass die Teilungen sehr schnell vor sich gehen, müssen die Vergleiche zwischen Kernen aus Embryosäcken mit gleich grosser Kernanzahl vorgenommen oder wenigstens die Kernanzahl in den betreffenden Embryo-

säcken berücksichtigt werden. Da ausserdem auch andere Umstände, der Zustand der Embryosäcke, das Stadium der Kerne u. s. w., so gleichartig wie möglich sein müssen, lässt sich leicht einsehen, dass das Vergleichsmaterial nicht so gross werden konnte, wie zu wünschen gewesen wäre. Ich glaube aber gefunden zu haben, dass die Embryosäcke, von denen man vermuten kann, dass sie adventiver Herkunft sind, grössere Kerne enthalten als die Embryosäcke, die von ihnen verdrängt werden. So sind z. B. in Fig. 13 a die Kerne des zentralen ES etwa doppelt so gross wie die des ES der Tetrade.

Die Entwicklung und Ausgestaltung des Embryosackes. Der Embryosack entwickelt sich in derselben Weise, wie es für *Rheum* beschrieben wurde. Die hauptsächliche Längsstreckung ist gleich nach der ersten Teilung durchgeführt. Infolge des Widerstandes angrenzender, vor allem oberhalb befindlicher Zellen, Schwestersporen oder anderer Zellen, die sich in Entwicklung befinden, erhält der Embryosack in diesem Stadium oft eine in der Mitte eingeschnürte Form. Nach den zwischen sowohl Schwesterkernen wie auch in vielen Fällen zwischen Vetterkernen sitzengebliebenen kinoplasmatischen Fäden (Fig. 16 a) zu urteilen, scheinen wenigstens die zwei letzten Teilungsschritte schnell zu verlaufen.

Im Zusammenhang mit der Teilung, welche den 8-kernigen ES als Ergebnis hat, ist in letzterer Zeit eine Frage von grosser Bedeutung diskutiert worden, nämlich die, ob der obere Polkern oder der eine Synergidenkern der Schwesterkern des Eikernes ist. SCHÜRHOFF (1919, 1928) schreibt, der gewöhnlichen Ansicht entgegen, dem einen Synergidenkern diese Verwandtschaft zu. Als hauptsächliches Argument für diese Meinung gibt SCHÜRHOFF einerseits das Vorkommen von Eiapparaten mit einer einzigen Synergidenzelle, andererseits physiologische Verhältnisse bei den Synergiden (z. B. Synergidenbefruchtung) an. Diesem hauptsächlich indirekten Beweise stehen die von mehreren Forschern (siehe LANGLET, 1927) angegebenen morphologischen Belege gegenüber, die durch die Stellung der Spindeln und die Lage der Kerne während und gleich nach der dritten Teilung zeigen, dass der Eikern und der obere Polkern Schwesterkerne sind. Für diese Ansicht sprechen auch meine Beobachtungen bei *Oxyria digyna*. Die Figuren 9 b, 16 a zeigen, dass, wenn nicht eine durchgreifende und unbegreifliche Umplazierung bei dem Ausgestalten des Eiapparates stattfindet, der Polkern aus demselben Mutterkern hervorgegangen sein muss, wie der Eikern. Übrigens erhielt ich durch die Präparate den Eindruck, dass der Kern, aus dem die Synergidenkerne entstehen sollen, oder wenigstens diese letzteren, ihre eigene Plasmaportion erhalten, ehe die entsprechende Teilung zwischen dem Eikern und dem oberen Polkern stattfindet. Dies geht noch deutlicher aus Bild 36 B hervor, das dieses Entwicklungsstadium des ES bei *Pterostegia drymarioides* zeigt. Hier sind die beiden Synergiden schon abgeteilt und auf ihren Plätzen orientiert; die übrige Plasmaportion ist eben dabei, zwischen dem Eikern und dem oberen Polkern geteilt zu werden. Die »Synergidendoppelzelle» nimmt ihren Platz zuoberst in der mikropylären Ecke ein und wird dann durch eine in die Achse des ES gestellte Wand symmetrisch in zwei Teile geteilt. Bisweilen, Fig. 16 c, kann die Zweiteilung des Kernes und infolgedessen natürlich auch die der Plasmaportion ausbleiben, wodurch der

Eiapparat mit einer einzigen Synergidenzelle ausgestattet wird. Obgleich ich ganz LANGLET's Meinung bin, dass ein physiologischer Unterschied nicht notwendig vorliegen muss, würden die streitigen Ansichten über die Homologisierung der Zellen des ES durch folgende Hilfshypothese beigelegt werden

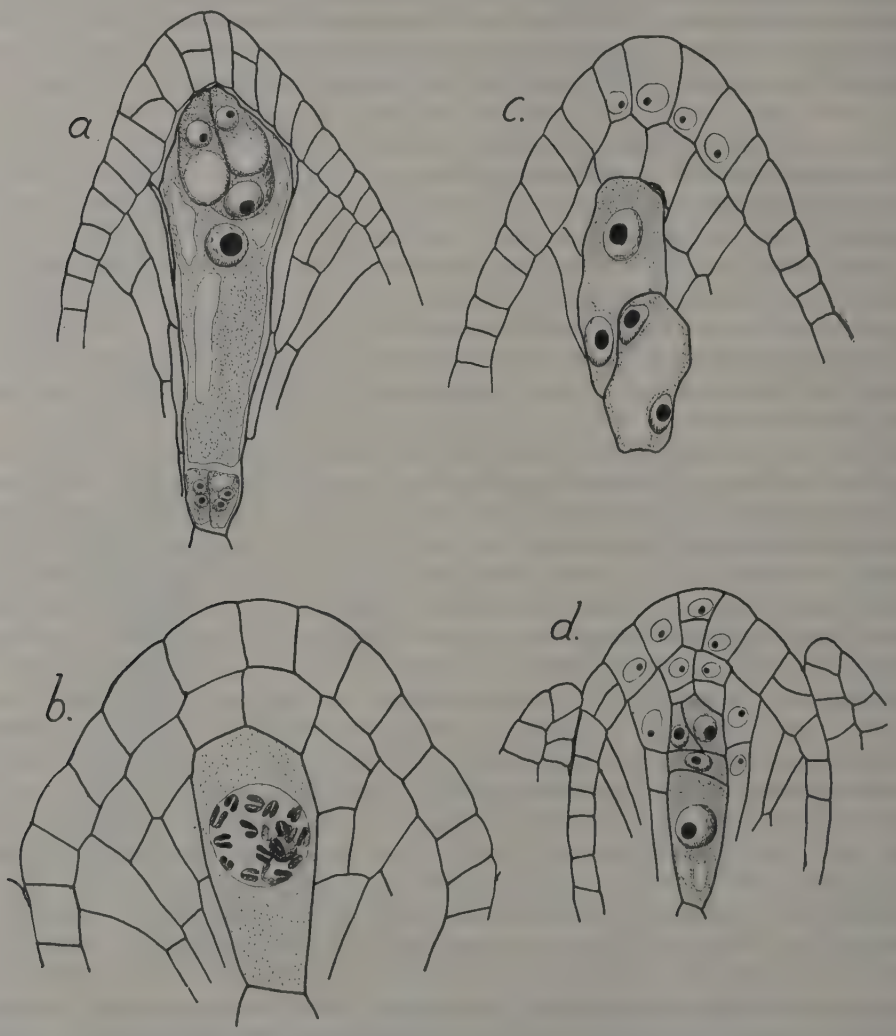


Fig. 15. a *Emex spinosa*. Befruchtungsreifer ES. Von den Antipoden, die 2-kernig sind, liegt eine im nächsten Schnitte. b, c und d *Rumex turcestanicus*. b EMZ in Diakinesestadium. c Zwei 2-kernige ES, d T-Tetrade. a = 1050 × 2/3. b = 2125 × 2/3, c = 1300 × 2/3, d = 1000 × 2/3.

können. Jeder Kern des 4-kernigen ES (oder, wenn man kein Anhänger der PORSCH'schen Theorie ist, die auch dem Antipodenapparate generativen Ursprung zuschreibt, jeder der zwei mikropylären Kerne) erzeugt ein Paar ungleichwertiger Kerne (jedes Paar ein mehr oder weniger stark reduziertes, mehr oder weniger stark somatisiertes Archegonium repräsentierend). Diese Kerne ent-

wickeln sich teils infolge eigener Eigenschaften, teils wegen äusserer — topographischer — Verhältnisse, zu ihren verschiedenen Funktionen.

In dem in Ordnung gestellten Eiapparate bei *Oxyria digyna*, der gewöhnlich völlig normale Zusammensetzung und normales Aussehen hat, Fig. 18 A, kann bisweilen eine der Synergiden umgekehrt orientiert, also eizellähnlich, auftreten (Fig. 16 d). Die drei Antipodenzellen sind anfangs einkernig (Fig. 16 b), aber zur Zeit der Verschmelzung der Polkerne, kurz ehe der Eiapparat fertig ist, tritt Kernteilung ohne nachfolgende Zellteilung, gewöhnlich erst in der oberen, dann der Reihe nach in den zwei anderen Zellen, ein. Dank dieser Kernteilung gibt es eine letzte Möglichkeit zu entscheiden, ob ein haploider Embryosack zur vollen Ausbildung kommt. Aus einem solchen ES sind die Antipoden der Fig. 16 e, wo die Metaphaseplatte der obersten Antipodenzelle 7 Chromosomen zeigt. Das Vorkommen von 14 Chromosomen in der Prophase dieser Teilungen, welche Zahl ich ein paarmal beobachtet habe, deutet sicher auf diploide Embryosäcke hin. Da aber ein Entwicklungsgang, demjenigen ähnlich, der in den Zellen der Anthertapete stattfindet (Kernteilung, Kernverschmelzung, Kernteilung oder auch Non-Division [siehe S. 233]) möglicherweise auch hier erfolgen kann (das junge Stadium der ES spricht zwar dagegen) ist dies nicht ganz beweisend.

Mehrkernige Antipoden innerhalb der Gruppe *Rumiceae* beobachtete FINK (1899) bei *Rumex verticillatus*. *Emex spinosa* zeigte in den drei Fällen, wo ich ausgebildete Embryosäcke bei dieser Pflanze wahrgenommen habe, zweikernige Antipoden. Diese sind dabei von synergidenähnlichem Aussehen, indem sie in der Längsrichtung des Embryosacks gestreckt und nach innen mit je einer grossen Vakuole ausgestattet sind (Fig. 15 a). Diese Erweiterung der Kernanzahl, die starke Färbbarkeit der Kerne und ihr Beibehalten in so gut wie unverändertem Zustand, bis der unten erwähnte, endospermale Basalapparat in Ordnung gestellt wird, ja vielleicht noch länger, alle diese Faktoren sprechen dafür, dass die Antipoden eine nahrungsphysiologische Funktion haben, wenigstens in den frühen Stadien des Embryosacks. Die Polkerne verschmelzen verhältnismässig früh zu dem Zentralkern, der sehr gross, länglich und mit einer sehr grossen Nukleole versehen ist. Er bleibt beinahe unmittelbar unterhalb der Eizelle in einem groben, zentralen Plasmastrang liegen. Eine Verschmelzung der Polkerne auch bei diploiden Embryosäcken fand auch ROSENBERG (1907) für *Hieracium*.

Entwicklung des Makroarchespors der "weiblichen" Blüten. Bei dem in der Beschreibung der Degeneration bei der Pollenbildung erwähnten *Rumex crispus* beschränkt sich die Degeneration nicht nur auf das mikrosporogene Gewebe, sondern die Kraft oder die Kräfte, die dieselbe verursachen, können auch ihre degenerierende Einwirkung auf das makrosporogene Gewebe ausüben. Die vorgenommene Untersuchung über *Oxyria* zeigt, dass auch ihr Nuzellusarchespor — d. h. das ordentliche — der Degeneration ausgesetzt ist und dass diese in verschiedenen Entwicklungsstadien stattfinden kann. *Oxyria* hat aber (vorausgesetzt dass die Degeneration nicht so spät eingetreten ist, dass die um den ES liegenden Zellen mehr oder minder aufgezehrt sind) auf irgend eine Weise die Fähigkeit erworben, disponible Reserven in die Entwick-

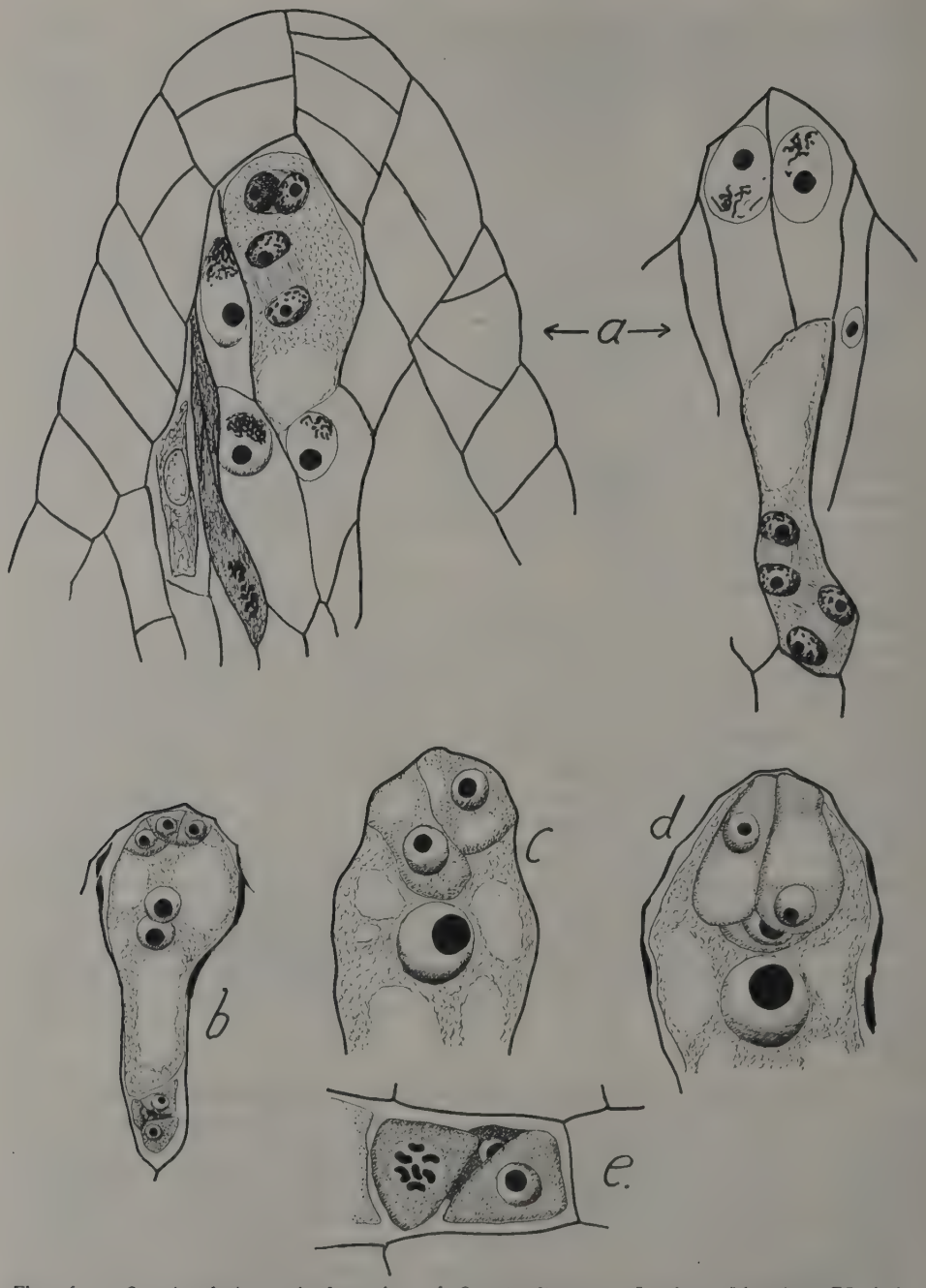


Fig. 16. a *Oxyria elatior* »*trivalens*», b, c, d *Oxyria digyna*. a In einem 8-kernigen ES sind die kinoplasmatischen Fäden nicht nur zwischen Schwester- sondern auch zwischen Vetterkernen noch vorhanden. Daneben sind 5 Zellen in synapsisähnl. Stadium zu sehen. Eine in Teilung begriffene, wahrscheinlich ordentliche Zelle ist verdrängt worden. b 8-kern. ES mit noch nicht reifem Eiapparat, noch einkernigen Antipoden und noch nicht verschmolzenen Polkernen. c Eiapparat mit abnormerweise nur einer Synergide, d Eiapparat mit einer Synergide verkehrt orientiert, e Teilung des Kernes einer haploiden (n = 7) Antipodenzelle. a = 2125 × 1/2, b = 1320 × 1/2, c, d = 2250 × 1/2, e = 4150 × 1/2.

lung einzusetzen, um die Aufgabe des Makrosporangiums zu vollenden. Diese Reserven sind die adventiven Archesporzellen. Einige derselben behalten noch ihre sporogene Natur in so hohem Grade bei, dass sie wenigstens zu Beginn ihrer Entwicklung Reduktionsteilung erfahren, andere sind schon von Anfang an somatisch. Ob die erstgenannten nur für einen Augenblick aufflammen, um später vernichtet zu werden, infolge der Tendenz, die das zur Reduktionsteilung bestimmte Gewebe oder dessen Deszendanten zerstört, oder ob sie weiter entwickelt werden — indem sie entweder die Reduktionsteilung fortsetzen oder nach Umstimmung Äquationsteilung erfahren — oder ob sie infolge der grösseren Entwicklungskraft der diploiden Zellen zugrunde gehen, konnte, wie oben gesagt, nicht entschieden werden.

Der Zusammenhang zwischen diesen zwei Erscheinungen — der Degeneration der Staubblätter und der sekundären Entwicklung des Nuzellusarchespors — ist offenbar, zeigt sich aber am deutlichsten da, wo die Degeneration der Staubblätter in einem so frühen Stadium und so vollständig erfolgt ist, dass sich später keine Spur sporogenen Gewebes entdecken lässt und alle Antheren einer Blüte nur aus Epidermis bestehen.

Solche Blüten, wo die Entwicklung des Nuzellus wahrgenommen werden konnte, waren in dem untersuchten Material äusserst selten. Es konnten keine Chromozomenzahlenverhältnisse und nur eine sehr geringe Anzahl Stadien beobachtet werden, weshalb der Verlauf in gewisser Hinsicht rekonstruiert werden musste.

Schon ehe die ordentliche Archesporzelle in Synapsis eingetreten ist, also während das innere Integument aus einem niedrigen Wall an der Base des Nuzellus besteht, beginnt eine adventive Zelle sich zu entwickeln. Diese verdrängt die ordentliche Archesporzelle und durchläuft die verschiedenen Stadien so schnell, dass der Embryosack fertig gebildet ist, ehe das genannte Integument halbwegs zu der Nuzellusspitze gekommen ist. Dies spricht dafür, dass keine Reduktionsteilung erfolgt und dass die adventive Sporenmutterzelle als Spore fungiert. In Fig. 17 A ist sie schon mit einer Vakuole ausgestattet, was darauf deutet, dass sie schon auf dem Wege ist, zum ES auszuwachsen; Fig. 17 B zeigt einen 1-kernigen und 17 C zwei zweikernige Embryosäcke und die verdrängten Sporenmutterzellen; Fig. 17 D zeigt einen vierkernigen und Fig. 17 E einen beinahe fertigen Embryosack. Dieser hat eine von der gewöhnlichen abweichende — kurze und dicke — Form, die wohl teils von der schnellen Entwicklung, teils von Raumverhältnissen innerhalb des kurzen und dicken Nuzellus, den er beinahe ganz ausfüllt, bedingt ist.

Entwicklung der übrigen Teile des Nuzellus. Bedeutend weiter in der Entwicklung kommt die Samenanlage in den Blüten, wo dem künftigen Embryosack eine Reduktionsteilung vorausgeht. Dass aber auch in diesem Falle die Entwicklung der Samenanlage verschieden weit fortschreitet, je nachdem ob die ordentliche EMZ oder eine in zweiter Hand zu verschiedenen Zeitpunkten eingesetzte Zelle zum ES entwickelt wird, ist selbstverständlich. Der Unterschied zwischen den Stadien dieser Samenanlagen ist aber nicht so offenbar wie der zwischen einem solchen Stadium und dem einer »weiblichen» Blüte.

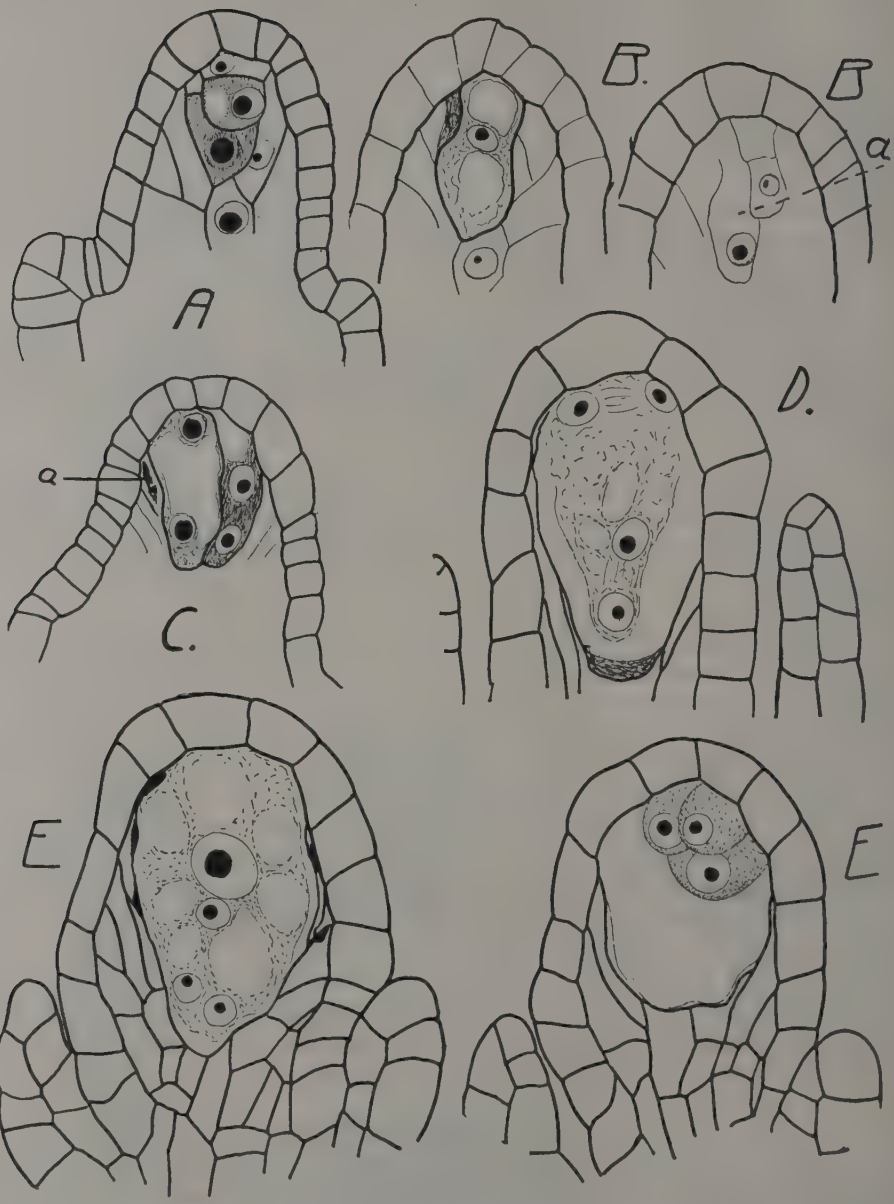


Fig. 17. *Oxyria digyna.* Nucelli von »weiblichen» Blüten. A Die ordentliche EMZ, die sich noch im Ruhestadium befindet, ist auf dem Wege von einer schon vakuolisierten, adventiven Zelle verdrängt zu werden B Zwei sukzedane Schnitte. Die ordentliche EMZ (a) wird von einem 1-kernigen ES verdrängt. C Das ordentliche Archespor ist durch zwei 2-kernige ES verdrängt worden, von denen sich einer weiterentwickelt. D 4-kerniger ES. E Zwei sukzedane Schnitte. Beinahe reifer ES. Man beachte die geringe Entwicklung der Integumente! 1700 × 1/2.

Die gewöhnliche Entwicklung in einer Zwitterblüte bis zu der Zeit der Fertigstellung des ES geht auf folgende Weise vor sich:

Die Epidermiszellen des Nuzellus, die anfangs tangentialgestreckt oder quadratisch sind, werden durch wiederholte antikline Teilungen radialgestreckt und sind plasmareich. Nur in der mikropylären Region können perikline Teilungen erfolgen. Auch ohne perikline Zellteilungen ist die Epidermis hier dicker als anderswo, und gewöhnlich nimmt sie durch diese Teilungen kaum an Mächtigkeit zu, bisweilen aber kann es eintreffen, dass eine förmliche »Epidermiskappe» gebildet wird. In solchen Fällen findet man auch eine reiche Entwicklung der Zellen des potentiellen Archespors. Ebenso wie man betreffs der Zellteilungshormonen der Ansicht ist, dass die aus dem Archespor emanierenden Hormonen die bei einigen Pflanzen obligat vorkommende Nuzelluskappe erzeugen, da diese in den an das Archespor unmittelbar angrenzenden Teilen der Epidermis ihre Bildung beginnt oder sich auf diese Teile beschränkt, könnte man sich auch bei *Oxyria* denken, dass die fakultative Stimulation, die zur erneuten Entwicklung des potentiellen Archespors führt, wenigstens in einigen Fällen von so grosser Umfassung wäre, dass sie auch ihre Wirkungen auf angrenzende Teile der Epidermis ausübte.

Durch die wiederholten Zellteilungen, vor allem aber durch ihre Plasmafülle — die jedoch in der mikropylären Region durch die kräftigere Streckung der Zellen in radialer Richtung vermindert wird, wobei an der Aussenseite gelegene Vakuolen entstehen — unterscheidet sich die Epidermis in auffallender Weise vom übrigen Gewebe der Samenanlage. In ihrer Ausgestaltung wird sie der Mantelschicht ähnlich, in die die innere Epidermis des Integumentes bei den tenuinuzellaten Samenanlagen umgebildet wird, nachdem die eigene Epidermis des Nuzellus von dem auswachsenden Embryosack verdrängt worden ist. Eine nahrungsphysiologische Funktion, die dieser Integumentmantelschicht wegen der an der Innenseite befindlichen Kutikula von vielen wenigstens als Hauptfunktion abgesprochen wird, braucht aus solchen Gründen dieser Nuzellustapete nicht abgesprochen zu werden, da ja die Kutikula bei dieser sich an der Aussenseite befindet. Dass diese Zellen daneben häufige antikline Zellteilungen erfahren, braucht nicht notwendig nur dazu zu dienen, das interkalare Wachstum der Samenanlage im Zusammenhang mit dem schnellen Wachstum des Embryosacks, später des Endosperms, zu ermöglichen, sondern kann ebenso sehr durch das Bedürfnis verursacht worden sein, den nahrungsfordernden Embryosack die ganze Zeit im Kontakt mit lebenskräftigen — embryonalen — auf die eine oder andere Weise nahrungsfunktionierenden Zellen zu halten. Wenn die Epidermis nicht durch wiederholte Zellteilungen — vielleicht den Kernteilungen der Anthertapete entsprechend — mit dem Wachstum des Embryosackes Schritt hielte, sondern passiv ausgedehnt würde, wie es im frühen Stadium bei den Zellen des Integumentes und bei der Epidermis des Nuzellus auch im späten Stadium der Fall ist, so würde ganz sicher die Kernplasmarelation zum Nachteil der nahrungsphysiologischen Funktion verschoben werden.

Die Kerne dieser Epidermiszellen enthalten oft zwei bis mehrere Nukleolen.

Die innerhalb der Epidermis liegenden Zellen werden von dem auswachsenden Embryosack allmählich obliteriert und verzehrt. Von den übriggebliebenen Zellen haben diejenigen, die dicht an der chalazalen Zuspitzung des

Embryosackes liegen oder deren Fortsetzung ausmachen, eine längliche Form und unterscheiden sich von den umgebenden Nuzelluszellen dadurch, dass ihre Wände den Farbstoff etwas kräftiger aufnehmen. Sie zeigen sich auch, wie unten geschildert werden soll, bei dem Vordringen des Endospermes nach dieser Seite hin, resistenter als die umgebenden Zellen. Diese Zellen bilden ein Verbindungsglied zwischen dem in die Chalaza mündenden Gefässbündel und der antipoden Region des Embryosacks; sie fungieren als eine einfachere Art »système conducteur» (D'HUBERT 1895).

Wie bei den übrigen untersuchten Polygonaceen wird eine Hypostase gebildet. Diese entsteht durch Umwandlung einer scheibenförmigen Zellpartie, die an der Mündung des Gefässbündels in die Chalaza gelegen ist. Die Wände der Zellen dieser Partie werden dicker, gelbfarbig und lichtbrechend. Sie behalten lange ihren Zellkern, erhalten aber grosse Vakuolen, die sich mit einem gelbbraunen Stoff füllen (Gerbstoffe). Die Umwandlung der Zellen beginnt ringförmig in der Peripherie, so dass mitten vor dem Gefässbündel lange eine Partie unveränderter Zellen erhalten bleibt. In völlig ausgebildetem Zustand streckt sich diese Hypostase bis an die untere Kante des Nuzellus, schliesst sich an dessen Kutikula an und dürfte teils als ein Wall, der den auswachsenden Embryosack daran hindert, zu weit nach der Chalaza hin vorzudringen, teils als Schutz der in den Nuzellus eingeführten Nahrung fungieren. Die späte Umwandlung der zentralen Partie sowie der Umstand, dass die verdickten Wände mit groben Tüpfeln ausgestattet sind, dient dazu, den Durchgang der Nahrungsstoffe zum Nuzellus zu erleichtern. Möglich ist ja auch, dass sie als eine semipermeable Wand fungiert, die den genannten Nahrungstransport erlaubt, die aber das Diffundieren von innerhalb derselben gebildeten Substanzen gegen die Chalaza hinaus verhindert.

Die Integumente sind gewöhnlich zweizellschichtig; das innere bildet die Mikropyle (etwa wie bei Fig. 36 C). Oft kann man wahrnehmen, wie dieses mit solcher Kraft gegen die Decke des Samenanlageraumes gepresst wird, dass es zum Teil obliteriert wird. Dadurch erhält der Pollenschlauch ein durchaus »endotrophes» Wachstum. Eine ähnliche Wirkung hat bei demselben Integument eine andere Ausbildung, die ich ein einziges Mal gefunden habe und die an die Verlängerung des Nuzellus bei *Polygonum* erinnert, welche später geschildert werden soll. Das innere Integument hatte durch gesteigerte Zellteilung eine kräftig auswachsende Spitze gebildet, die zwischen die Fruchtblätter vorgedrungen war und die Aussenseite des Pistills erreicht hatte. Es war hierdurch den Pollenkörnern ermöglicht worden, direkt auf der Mikropyle zu keimen.

Spätere Entwicklung des Embryosackes. In sämtlichen beobachteten Fällen, wo die Entwicklung von Embryo und Endosperm begonnen hatte, waren die Synergiden (wenigstens eine von den beiden) zerstört, und Reste des Pollenschlauches konnten wahrgenommen werden. Ob dies so aufgefasst werden soll, dass die diploiden Eizellen von dem Pollenschlauch oder von einem seiner Kerne zur Entwicklung stimuliert werden müssen, das muss eine künftige, eingehendere zytologische und experimentelle Untersuchung entscheiden. Die ein paarmal (Fig. 18 B, C) gemachte Beobachtung, dass das aus einem Pollenschlauch

entleerte, drei Kerne enthaltende Plasma neben einem schon zweizelligen Embryo lag, braucht keinen Beweis für das Bedürfnis einer solchen Stimulierung

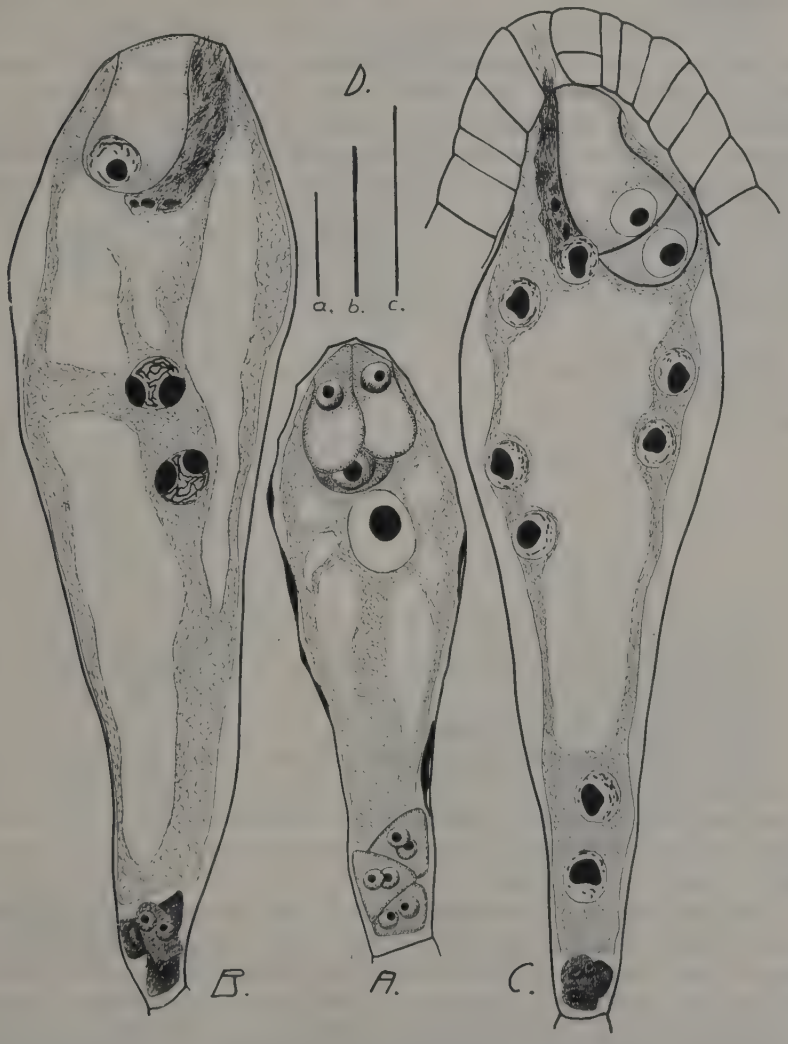


Fig. 18. *Oxyria digyna*. A Befruchtungsreifer ES, B ES, in den ein Pollenschlauch durch eine Synergide eingedrungen ist. Im Pollenschlauche liegen noch die drei Kerne derselben, nichts desto weniger ist die Eizelle im Begriff sich zu teilen. Der Endospermkern ist geteilt und jeder Tochterkern hat zwei Nukleolen. Die Antipoden sind noch vorhanden, aber sie sind kräftiger gefärbt als bei A. C ES, dem vorigen ähnlich, aber mit 2-zellig. Embryo und acht Endospermkernen. A und B = 2250 × ⅔, C = 1700 × ⅔. D Relative Länge dieser drei ES.

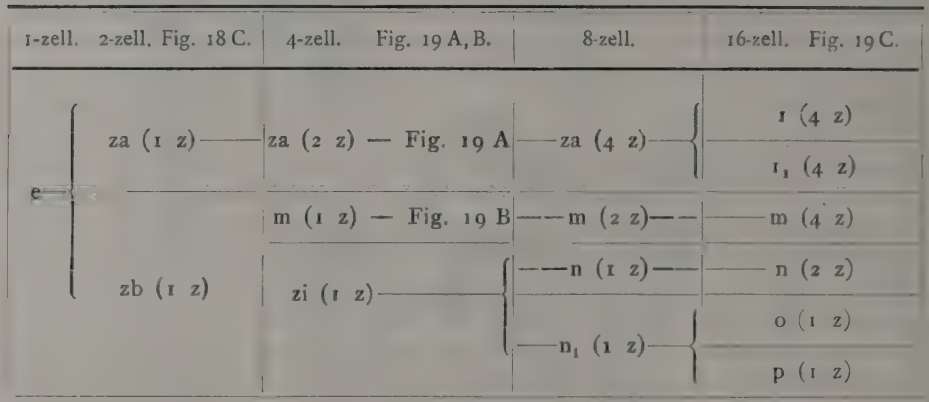
auszumachen; schon FINK (1899) gibt bei *Rumex* an, dass Pollenschläuche trotz begonnener Embryobildung in den Embryosack eindrangen.

Kopulation wurde in keinem Falle wahrgenommen.

Die Embryobildung beginnt in der Regel etwas später als die Endospermbildung (Fig. 18 B, C), was ja gewöhnlich der Fall ist. LONAY (1922, S. 79)

bemerkt für *Polygonum aviculare*, dass »l'oeuf fécondé ne se cloisonne que sept jours au moins après la pollination alors que l'albumen est déjà entré en voie de formation.»

Die Entwicklung des Embryos folgt einer Variation des Astertyps, die SOUÈGES (1919) für *Rheum emodi*, 4 *Rumexarten* und *Polygonum persicaria* und HAGERUP (1926) für *Koenigia* beschreiben. Die ersten Stadien werden nach folgenden Schema ausgestaltet [die Anzahl Zeilen unter jedem Embryotypus entspricht der Anzahl Etagen (mit Buchstaben gekennzeichnet) des Embryos, und die Anzahl z in Klammern entspricht der Anzahl Zellen der betreffenden Etage].



Bei der fortgesetzten Entwicklung (Fig. 19 D, E) entsteht aus
1 der Kotyledonteil,
1_1 der obere Teil der Hypokotyle,
m der untere Teil der Hypokotyle und der grössere Teil der Wurzel,
n die Wurzelhaube,
o und p der Suspensor, der bei *Oxyria* bedeutend länger ist, als bei den übrigen beschriebenen Polygonaceen, mit Ausnahme von *Rumex*, wo er beinahe dieselbe Länge wie bei *Oxyria* hat.

Das Endosperm wird nukleär gebildet. Von den zwei Tochterkernen des primären Endospermkerns wandert die eine gegen die Antipoden, während die andere in der Nähe der Eizelle zurückbleibt. Da betreffs triploider Endospermkerne mehrmals darauf hingewiesen wurde, dass sowohl die primären Endospermkerne, als auch deren erste Deszendanten nicht nur bei den Teilungen drei deutlich getrennte Spireme aufweisen, sondern auch (ERNST und BERNARD, 1912) vielfach später drei Kernkörperchen zeigen, ist meine wiederholte Beobachtung vielleicht erwähnenswert, dass die ersten Deszendanten des primären Endospermkernes mit zwei Nukleolen ausgerüstet waren (Fig. 18 B).

Es bilden sich durch schnell verlaufende, synchrone Teilungen eine Menge Kerne, von denen sich einige, gleichförmig verteilt, in dem oberen und grösseren Teil des ES, in eine dünne Wandplasmaschicht legen, während andere sich in grosser Menge, in einer sackförmigen, plasmaerfüllten Erweiterung des ES unmittelbar oberhalb der Antipodenregion anhäufen (Fig. 20 A). Letzterer Teil wird nicht von der später eintretenden Wandbildung erreicht und nimmt

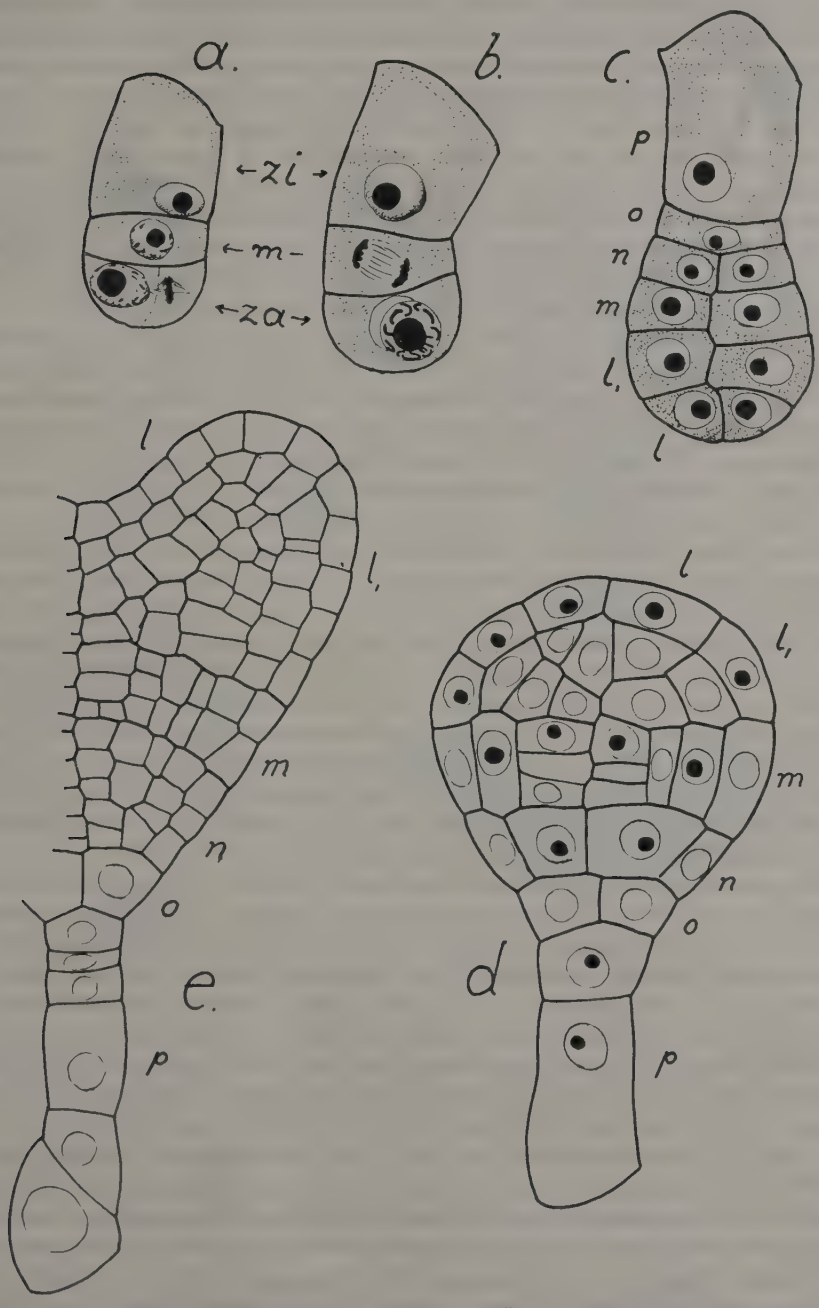


Fig. 19. *Oxyria digyna.* Entwicklung des Embryos. Über die Bedeutung der Buchstaben siehe S. 200. a und b = 1700 × 1/2, c = 1200 × 1/2, d = 1100 × 1/2.

auch nicht an der Endospermbildung teil, sondern wird bei derselben obliteriert. Infolge der Geschwindigkeit, mit der die Kernteilungen vor sich gehen, konnte ich nicht konstatieren, ob die Kerne dieses Teiles aus demjenigen der Tochterkerne des primären Endospermkernes entstehen, der gegen die Antipodenregion wanderte (was WEINZIEHER, 1914, bei *Xyris indica* beobachtet hat). Gegen dies spricht jedoch die Fig. 18 C, die ein achtkerniges Endosperm zeigt, und wo die vier Kernpaare die Lage ihrer vier Mutterkerne angeben. Eine ähnliche Verteilung der Endospermkerne wie bei *Oxyria* zwecks Abtrennung eines Basalapparates vom Endosperm findet nach WOODCOCK (1914) auch bei *Polygonum persicaria* statt. Bei *Polygonum aviculare* berichtet LONAY (1922, S. 79), dass die obere Antipodenzelle sich vergrössert, ihr Kern wiederholte amitotische Teilungen erfährt und dadurch ein Basalapparat entsteht.

Die Wandbildung beginnt in dem mikropylären Ende des wandgestellten Plasmas und erweitert sich dann gegen den Basalteil, in dem jedoch keine Wände ausgebildet werden. In den sonnenförmig um die Kerne angeordneten Phragmoplasten werden antiklin gestellte Platten gebildet (STRASBURGERS *Myosurus*-Schema). Gegen die grosse zentrale Vakuole hin bildet sich keine Cellulosewand. Während oder unmittelbar nach der Anlage der Wände erhalten die Zellen Vakuolen und einen mehr oder weniger zentralgestellten Kern. Die in dieser Weise gebildeten, nach der grossen, zentralen Vakuole hin offenen Zellen beginnen danach ihre Wirksamkeit, die man mit der einseitig wirkender Kambiumzellen vergleichen könnte. Sie beginnen nach innen Zellen abzuteilen. Da diese Tätigkeit nach dem Anlegen der ersten antiklinen Wände beginnt, entwickelt sich auch sie in basipetaler Richtung innerhalb des Embryosackes, in dem mikropylären Ende beginnend und sich wellenförmig gegen den Basalapparat ausbreitend (Fig. 20 A, B, C). Die zuerst gebildeten Zellen, die »Kambiumzellen», sind periklin gestreckt und verhältnismässig plasmareich, die von ihnen gebildeten Zellen werden um so mehr isodiametrisch, je weiter sie durch die Kambiumtätigkeit gegen die Mitte des Embryosackes zu gebracht werden, während ihre Vakuolen zu einem zentralen Saftraum verschmelzen und das Plasma wandgestellt wird. Das Wandplasma, in dem die zuerst abgeteilten Kerne liegen, grenzt das Endosperm von der zentralen Vakuole des Embryosacks ab. Die von diesen Kernen ausstrahlenden kinoplasmatischen Fäden können lange beibehalten werden. Die Zellbildung schreitet fort, ohne dass der Basalteil daran teilgenommen hat, bis die zentrale Vakuole verschwunden ist.

Die Zellen des Endosperms bleiben auch fernerhin, meinen Beobachtungen nach, einkernig. Dagegen erfahren bei *Koenigia* die von dem »Kambium» abgeteilten Kerne der Endospermzellen mitotische Teilungen, infolge derer die Zellen bis zu 4—5 Kerne enthalten können, die oft mit einander verschmelzen.

Die Lage des Basalteiles (Fig. 20 D), die dichte Anhäufung und die Grösse der Kerne (Kernverschmelzungen treten ein), ihr bisweilen eigenartiges, hypertrophiertes Aussehen, ihre starke Färbbarkeit, der Umstand, dass sie nicht Zellen bilden und nicht an der Bildung des Endosperms teilnehmen, dies alles zeigt ihre Funktion als ein nahrungsphysiologisches Organ, wo der für den Embryosack bestimmte, von der Chalaza kommende Nahrungsstrom wahrscheinlich in eine für die Endosperm- und Embryobildung angepasste Form umgewandelt wird. Dies geht um so deutlicher daraus hervor, dass dieser

Basalteil während seiner ganzen Blütezeit mit der bei der Endospermbildung persistierenden Wandplasmaschicht kommuniziert, die, in relativ plasmareiche Zellen geteilt, bei der Endospermbildung ja als ein Kambium fungiert.

Von den vier Haupttypen, in die HEGELMAIER (1887, S. 68) die mannigfaltigen Ausgestaltungen des nukleären Endosperms einteilte, ist dies sein dritter

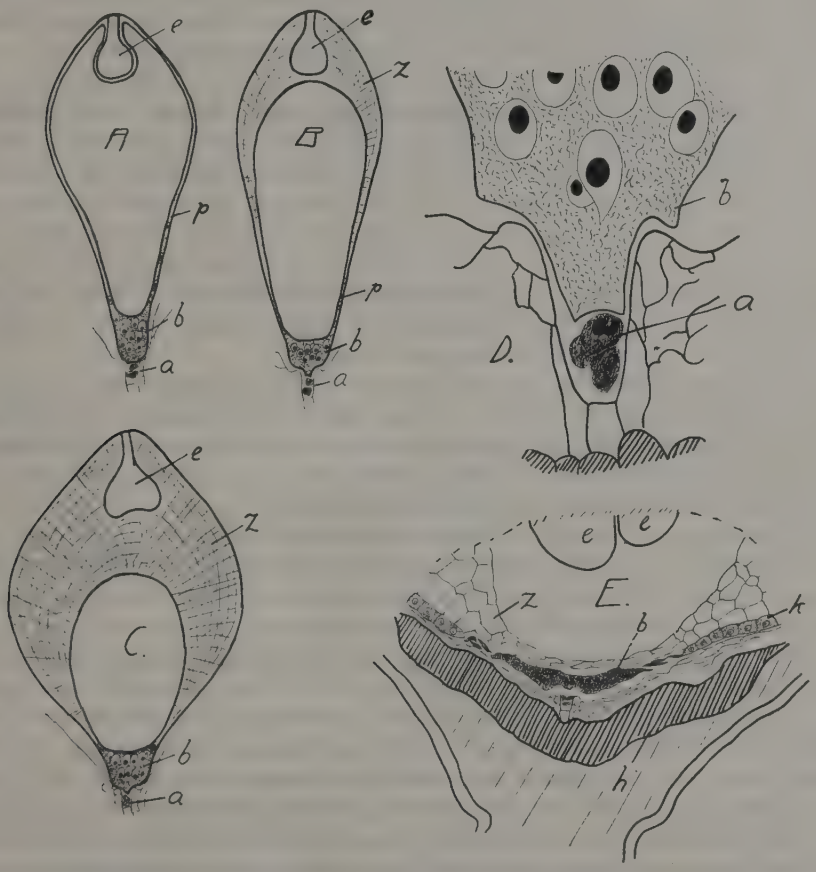


Fig. 20. *Oxyria digyna.* Entwicklung des Endosperms. A, B und C sukzedane Stadien, etwas schematisiert, D ist der Basalapparat der Fig. B. E ist die Base des Samens, den zusammengedrückten Basalapparat zeigend. a = Antipodenzellen, b = Basalapparat, e = Embryo, p = Wandplasmaschicht, z = von der Wandplasmaschicht gebildete Zellen, h = Hypostase, k = das zur Aleuronschicht umgewandelte Kambium. D = 2250 × 1/8, E = 383 × 1/8.

Typus, der »einseitig-peripherische», der die Fälle umfasst, in denen aus der Plasmabelegung eine peripherische Gewebebildung entsteht, die an der Mikropyle beginnt, nach unten fortsetzt, aber die Chalaza mehr oder weniger unberührt lässt. Als Beispiel für diesen Typus gibt HEGELMAIER *Fagopyrum, Polygonum, Rumex* und einige *Papilionaceen* an. Eine ähnliche Bildungsweise zeigt (siehe SCHNARF, 1928) das Endosperm bei *Mimosaceae* und *Phytolacca decandra, Corydalis, Pirus communis, Neurada procumbens* und *Grielum* sp.

Die Antipodenzellen behalten ihre Form und Grösse bei, bis der Basalteil (Fig. 20 E) in dem Embryosack von dem wachsenden Endosperm zusammendrückt wird. Die untere, schmale Verlängerung des Embryosackes, in der sie liegen, ist von Zellwänden umgeben, die widerstandsfahiger gegen die mechanische oder enzymatische Beschädigung sind, der die umgebenden Nuzelluszellen zum Opfer fallen. Das hat zur Folge, dass dieser Teil wie ein Postament ein wenig in den Embryosack hineindringt. In der Vertiefung dieses Postamentes liegen die Antipodenzellen lange geschützt (Fig. 20 D).

Weitere Entwicklung der Samenanlage zum Samen. Die Epidermis des Nuzellus behält lange ein Aussehen (plasmareiche Zellen) und eine Anordnung (Anschluss an die Oberseite der Hypostasekante ebenso wie die Lage der Kutikula an der Aussenseite) bei, die für ihre nahrungsphysiologische Funktion sprechen, wahrscheinlich als Transportweg für die von der Chalaza über den Suspensor zum Embryo geleitete Nahrung. Wenn der Same zur Reife gelangt, wird sie immer mehr zusammengedrückt und schliesslich zu einer braunen Haut zwischen dem Endosperm und den zu Samenschalen zusammengedrückten und umgewandelten Integumenten.

Der Same ist abgeplattet und, von der Breitseite aus gesehen, am mikropylären Ende schmal, erweitert sich aber schnell nach unten. Innerhalb der grösstenteils dünnen Samenschale liegt ein grosses Endosperm und in dessen Mitte ein gerader oder etwas gebogener Embryo, mit den Kotyledonen senkrecht gegen die Breitseiten des Samens gerichtet.

Bemerkenswert ist, dass DAMMER, 1891, den Embryo bei *Oxyria* als einseitig beschreibt. Dieselbe Angabe haben ASCHERSON und GRAEBNER (1913), wenn sie auch als Unterscheidungsmerkmal für die Gruppe *Rhabarbareae* von den *Rumiceae* einen zentralen Embryo angeben.

An der Base des Endosperms liegt der ganz zusammengedrückte Basalteil (Fig. 20 E).

Von einem gewissen systematischen Interesse ist die Ausgestaltung des Nährgewebes. Dieses ist ein Stärke führendes Endosperm, dessen äussere Zellschicht das zur Aleuronschicht umgewandelte »Kambium» ist.

Früher hat sich die Ansicht geltend gemacht (siehe GROSS 1913, S. 271), dass die Polygonaceen Perisperm besitzen, weshalb sie an Familien angeschlossen wurden, die perispermführend sind; an *Centrospermae* von HARZ (1885), an *Piperaceae* von JOHNSON (1902). Durch eine Serie von Untersuchungen (siehe GROSS 1913 S. 271) wurde jedoch erwiesen, dass das Nährgewebe der Polygonaceensamen nie aus dem Nuzellusgewebe stammt. STEVENS betonte zwar (1912) dass, obwohl seine Untersuchungen von *Fagopyrum esculentum* gezeigt hat, dass diese Familie kein Perisperm besitzt, dies nicht das Vorkommen bei anderen Gattungen der Familie ausschliessen muss. WOODCOCK (1914) fand indessen, dass auch *Polygonum*, *Polygonella*, *Rumex* und *Rheum* kein Perisperm besassen und dass die Entwicklung des Nuzellus und des Embryosackes in gleicher Weise wie bei *Fagopyrum* erfolgte, d. h. die Nuzellusepidermis funktionierte als Tapete und das Endosperm entwickelte sich einseitig-peripher aus einem Kambium unter Abteilung eines Basalapparates, demnach also ebenso wie es oben für *Oxyria* beschrieben worden ist. Auch bei *Oxyria* ist bei der Samen-

reife von einem Perisperm nichts zu sehen. Nur vereinzelte Reste des Nuzellus sind an der Hypostase vorhanden.

Wenn ROCÉN (1927 S. 169) trotz der Resultate von STEVENS' und WOODCOCKS Untersuchungen die Polygonaceen unter die Familien einreiht, bei welchen Perisperm vorkommt, so hat dies seinen Grund darin, dass er wie einige andere Forscher die Teile des Nuzellus als »transitorisches Perisperm» bezeichnet, die während der Entwicklung der Samenanlage zum Samen die Nahrungszufuhr zum ES vermitteln und dann verschwinden. Die Polygonaceen haben einen ausgeprägten solchen Teil, nämlich die Nuzellusepidermis. In allen untersuchten Fällen ist diese jedoch bei erlangter Reife des Samens verschwunden. Ein echtes Perisperm, ein von dem Nuzellus herstammendes Gewebe, das während der Keimung des Samens als Nährgewebe dient, gibt es demnach nicht.

III. Ist die Mehrzelligkeit des Makroarchespors bei Oxyria ein primitives oder abgeleitetes Merkmahl?

Von den embryologischen Eigenschaften bei *Oxyria* sind es vor allem zwei, die diese Gattung von den übrigen untersuchten Polygonaceen unterscheiden: das mehrzellige Archespor und dessen eigenartige Entwicklung.

Mit Hinblick auf die weiter unten geführte Diskussion über die Phylogenie der Polygonaceen, deren hauptsächliche Aufgabe darin besteht, die systematische Stellung der *Oxyria* innerhalb der Familie und vor allem deren Beziehungen den übrigen Rumiceen gegenüber klarzulegen, halte ich es für notwendig zu besprechen, ob diese Mehrzelligkeit eine phylogenetische Bedeutung habe, d. h. ob diese Eigenschaft als primitiv oder abgeleitet zu betrachten sei.

Da man von den Pflanzentypen nichts weiss, die Verbindungsglieder zwischen den Angiospermen und anderen Pflanzengruppen waren, ist es gewiss ein in hohem Masse unsicherer Grund, auf welchen gebaut wird, wenn man ihre Eigenschaften herauszufinden trachtet, oder, was beinahe dasselbe ist, wenn man darüber zu entscheiden versucht, welche Eigenschaften der jetzt lebenden Angiospermen die primitivsten sind. Dies gilt auch betreffs des Baues des Makroarchespors. Waren die »Protangiospermen» mehrzellig im Archespor oder war diese Eigenschaft zur Einzelligkeit übergegangen? Dass nämlich die Vorfahren der Protangiospermen doch einmal ein mehrzelliges Archespor gehabt haben, muss wohl angenommen werden. Ist die Mehrzelligkeit bei den jetzt lebenden Angiospermen ein ursprünglicher Charakter oder nicht? Die Frage wird im allgemeinen so beantwortet, dass die Mehrzelligkeit, wie sie sich bei vielen Monochlamydeen, Polycarpicen und Rosalen vorfindet, von primitiveni, dagegen bei den als junge Familien betrachteten Cruciferen, Umbelliferen, Rubiaceen und Compositen von abgeleitetem Charakter ist. Der erstere Typus ist nämlich mit Deckzellen ausgerüstet, die der letztere entbehrt, und jenes wird ja für ein primitiveres Merkmal gehalten, weil in den Antheren immer Tapetenzellen abgegeben werden.

Auch wenn man sich vorstellt, dass nur sehr geringe Veränderungen der Erbanlagen erforderlich sind, um die Archesporumwandlungen durchzuführen,

so ist es doch höchst wahrscheinlich, dass diese Veränderungen dem Gesetze der Irreversibilität folgen; d. h. eine Wellenbewegung zwischen Einzelligkeit und Mehrzelligkeit ist freilich möglich, aber ein in der Evolution verlassener Typus kommt niemals in derselben, identisch gleichen Form zurück. Es wird vielleicht in der Zukunft möglich sein, über den Entwicklungsgang der Archesportypen zu urteilen. Wie kompliziert die Frage jedoch ist und wie schwer und unsicher es ist, sich über diesen Entwicklungsgang eine Meinung zu bilden, geht aus der Tatsache hervor, dass bei den Polycarpicen, bei denen sich der allgemeinen Ansicht nach die Anfangsglieder der Angiospermen befinden, beinahe sämtliche Typen der Archespore, mehr- oder einzellige, mit oder ohne Deckzellen, zu finden sind. In diesem wie in vielen anderen Fällen zeigt sich gerade diese Gruppe bedeutend mehr variabel als andere, d. h. zu den allerverschiedenartigsten Entwicklungen fähig, was dafür spricht, dass sie eine sehr primitive Gruppe ist. Gerade bei primitiven Typen hat man ja eine grössere Plastizität und Variabilität als anderswo zu erwarten, was mit dem Gesetze über die Reduktion der progressiven Variabilität im vollsten Einklang steht.

Ebenso wie es innerhalb eines Verwandtschaftskreises gewiss übereilt ist, ein mehrzelliges Archespor ohne Deckzellen einem einzelligen gegenüber als abgeleitet anzusehen — HORNE (1915, S. 255) hat gefunden, dass *Sambucus racemosa* in den fertilen Samenanlagen ein einzelliges Archespor ohne Deckzellen, in den verkümmerten dagegen ein mehrzelliges haben, was dafür spricht, dass *Sambucus racemosa* aus Typen herzuleiten ist, die ein mehrzelliges Archespor haben — ebenso ist es nicht gesagt, »dass alle mehrzelligen Archespore, welche unter einem Deckzellkomplex auftreten, unbedingt primitiv sein müssen. Es ist in diesem Falle einer Erörterung wert, ob nicht die Vermehrung des Archespors als eine Weiterbildung eines einzelligen aufzufassen ist» (SCHNARF 1927, S. 95).

CHIARUGI ist der Ansicht, dass das mehrzellige Archespor bei *Helianthemum* aus dem einzelligen bei der phylogenetisch älteren Gattung *Cistus* entstanden ist (1925, S. 268 od. 46): »Nelle specie dove l'archisporio possiede un numero maggiore di elementi, il gametofito ha una grossezza maggiore: e questo può essere spiegato col fatto che le cellule madri, e gli elementi che da esse derivano, con i loro enzimi concorrono a corrodere le cellule della nucella e a preparare uno spazio maggiore per il gametofito superstite: il quale può utilizzare per la propria nutrizione anche i resti degli elementi divenuti sterili. In tal modo il gametofito originatosi da un archisporio pluricellulare ha un notevole vantaggio rispetto al gametofito originatosi da un archisporio unicellulare il quale deve invece con i soli suoi enzimi provvedere al suo spazio e al suo nutrimento.»

BITZEKS unten erwähnter Arbeit (1928) nach zu urteilen, betrachten die Königsberger-Serologen ein mehrzelliges Archespor überhaupt als abgeleitet. Man findet auch, dass auf dem Königsberger-Stammbaum Familien mit ausgeprägt mehrzelligem Archespor an den Spitzen der Äste placiert sind.

Wenn man auch der Ansicht ist, dass mehrzelliges Archespor für die Angiospermen ein ursprüngliches Merkmal ist, so ist es natürlich ganz übereilt anzusehen, dass dies auch für *Oxyria* zutrifft, obschon das Archespor zu demselben Typus gehört, welcher an dem Platze des Stammbaumes, wo *Poly-*

gonaceae placiert ist, auch bei anderen Gattungen und sogar Familien zu finden ist.

Die Lösung dieser Frage hängt innig zusammen

1. mit der Möglichkeit, die Polygonaceen mit einem oder einigen anderen Verwandtschaftskreisen zu verknüpfen, 2. mit einer wenigstens verhältnismässig richtigen Kenntnis des Entwicklungsganges der Familie — speziell der Stellung der Gattung *Oxyria* innerhalb derselben —, sowie 3. mit einer vollständigeren Kenntnis der Embryologie der Familie.

Über die nächsten Verwandten der Polygonaceen wissen wir fast nichts. Verschiedene Forscher haben verschiedene Familien vorgeschlagen, ohne eine allgemeine Zustimmung zu gewinnen. Die Polygonaceen stehen, wie es scheint, ziemlich isoliert. Durch eine Anknüpfung an die Polykarpicen, von denen sie gewiss emanieren, ist nicht viel gewonnen, wenn nicht zugleich auf eine bestimmte Familie innerhalb derselben hingewiesen werden kann, mit der sie näher verwandt sind. GROSS (1923, S. 236) sucht einen Anschluss in der Nähe der Menispermaceen oder Lactoridaceen. Ich habe keine Aufschlüsse über die Archesporenverhältnisse bei diesen Familien finden können, aber *Paeonia,* die wahrscheinlich zu dem Verwandtschaftskreise der Menispermaceen gehört und die sicherlich auch sehr primitiv ist, hat ein mehrzelliges Archespor (PALM 1915, S. 118) von etwa demselben Aussehen, wie es MURBECK (1901) für *Alchemilla* beschreibt, also nach dem früher Geschilderten auch etwa wie bei *Oxyria.* Schon die *Berberidaceae,* die in genetischer Beziehung mit *Paeonia* in Verbindung gebracht werden (LANGLET, 1928), haben ein einzelliges Archespor mit oder ohne Deckzelle.

In diesem Zusammenhange ist zu erwähnen, dass die Serologen (MALLIGSON, 1922, MEZ und ZIEGENSPECK, 1926, BITZEK, 1928) die *Polygonaceae* an die Mitte des Centrospermenastes — oberhalb der Centrospermen, unterhalb der Amentiferen — placiert haben und dass sie diesen Ast als von der Nähe der Urberberidaceen emanierend erklären.

Die Systematik der Polygonaceen ist viel umstritten (siehe unten) und vor allem sind der *Oxyria* verschiedene Plätze angewiesen worden. Da sie indessen sicherlich nicht zu den allerursprünglichsten Typen gehört, so sollte man erwarten, dass, wenn ihre Mehrzelligkeit ein Überbleibsel einer ursprünglichen Eigenschaft der Familie wäre, sich davon auch anderswo innerhalb der Familie wenigstens Spuren vorfänden. DUDGEON (1918, S. 395) erzählt, dass er bei *Rumex crispus* bis zu 7 EMZ gesehen hat. Aus seiner Abbildung geht hervor, dass, wenn es 2 EMZ gibt, diese bei derselben Basalzelle inseriert sind. Von der Stellung der 7 Zellen erwähnt er indessen nichts. Möglicherweise handelt es sich hier um einen den Verhältnissen bei *Oxyria* ähnlichen Fall. Ich habe bei *Rumex turcestanicus* im jungen Nuzellus grosskernige Zellen wie bei *Oxyria* gefunden, und ein paarmal bei mehr vorgeschrittenen Stadien 3—4 Zellreihen, die von derselben Basalzelle gegen die Epidermis ausstrahlten und von welchen die zentrale eine EMZ mit Deckzelle darstellte, während die lateralen zu Zellreihen periklin geteilt waren. Das ganze Gebiet dieser Zellen hatte eine andere Plasmakonsistenz als die übrigen Teile des Nuzellus. Wie sich *Emex* in dieser Hinsicht verhält, habe ich nicht entscheiden können. Bei *Fagopyrum esculentum* hat STEVENS (1912, S. 297) gelegentlich zwei EMZ beobachtet.

Bei *Rheum* sind, wie es scheint, alle ihre divergierenden Zellreihen einfach (siehe jedoch *Rheum rhaponticum* und *sanguineum* mit 2—3 EMZ). Bei *Polygonum viviparum* und andeutungsweise auch bei den unten erwähnten *Polygonum*-Arten habe ich einen Bau des Nuzellus gefunden, der möglicherweise ein Merkmal eines früheren mehrzelligen Archespors sein könnte. Ein zentraler Teil des Nuzellus war von einem peripheren umgeben; die Grenze dieser beiden Teile war besonders bei der Nuzellusepidermis markiert, die hier eine eigenartige Konfiguration hatte, wie aus Fig. 22 d zu ersehen ist.

Dass innerhalb einer Verwandtschaftsgruppe mit normalerweise einzelligem Archespor mit Deckzellen Spezies mit mehrzelligen Archespor (ich will hier von den Fällen, wo gelegentlich 2 Archesporzellen gefunden wurden, absehen) angetroffen werden, ist nichts Ungewöhnliches. Innerhalb der Ordnung *Centrospermae,* deren sämtliche Familien einzelliges Archespor mit Deckzellen haben, besitzen mehrere Caryophyllaceen ein mehrzelliges (ROCÉN, 1927) und von den Euphorbiaceen, welche sich normalerweise wie die Centrospermen verhalten, haben mehrere Euphorbien ein mehrzelliges Archespor. Für sämtliche solche Fälle anzunehmen, dass Progressionen vorliegen, heisst wahrscheinlich zu weit gehen. Was in einem Falle als Neubildung zu betrachten ist, muss es nicht notwendigerweise auch in einem anderen Falle sein.

Ehe die Embryologie der Polygonaceen vollständiger bekannt geworden ist, dürfte es jedoch zwecklos sein, auch nur versuchsweise zu entscheiden, ob bei *Oxyria* das mehrzellige Archespor eine Neubildung sei, oder ob es durch eigenartige, wiederholte Verwendung als Reserve eines mehrzelligen Archespors zurückgeblieben sei.

IV. Über die sekundäre Entwicklung des Makroarchespors.

Die Vermutung, die zunächst die Veranlassung zu vorliegender Untersuchung war, scheint also durch dieselbe bestätigt worden zu sein, indem sowohl zytologische als auch embryologische Verhältnisse erkennen lassen, dass sich bei *Oxyria digyna* Embryosäcke mit unreduzierter Chromosomenzahl entwickeln.

Die Entstehung diploider ES und deren weitere Entwicklung dürfte *Oxyria* zu einem neuen Beispiel solch generationswechselnder Pflanzen machen, wo infolge des Ausbleibens der Reduktionsteilung der Gametophyt dieselbe Chromosomenzahl wie der Sporophyt hat, wodurch es diesen Pflanzen möglich ist, ohne die heiklen Bedingungen fortzudauern, die der Sexualakt oft ausmachen kann.

Die Aufstellung der langen Reihe ähnlicher Pflanzen (siehe SCHÜRHOFF, 1926, S. 333) wurde durch JUELS Entdeckung (1900) der Parthenogenesis bei *Antennaria alpina* eingeleitet. Freilich zeigen erneute Untersuchungen alter Beispiele, dass etliche Pflanzen möglicherweise nicht zu dieser Serie gehören und aus der Reihe ausrangiert werden müssen — *Houttuynia cordata* (SHIBATA und MIYAKE, 1908, SÖDERBERG, 1927), *Thalictrum purpurascens* (OVERTON, 1902, 1904, KUHN, 1928) —, aber durch erweiterten Einblick

in die Embryologie der Angiospermen wird die Reihe doch immer länger werden.

Besonders interessant sind diejenigen Fälle, wo sowohl haploide als auch diploide Embryosäcke gebildet werden. Bisher sind nur wenige Beispiele hierfür bekannt. Das erste war *Thalictrum purpurascens*. Andere hierhergehörende Fälle sind *Hieracium* (ROSENBERG, 1907), *Elatostema acuminatum* (STRASBURGER, 1910), *Gastrodia elata* (KUSANO, 1915) und wie diese Untersuchung gezeigt hat, auch *Oxyria digyna*.

1. Terminologie.

Es gibt wohl kaum ein einziges Gebiet der Botanik, wo eine solche Verwirrung in der Terminologie herrscht, wie betreffs der apomiktischen Pflanzen. Fast jeder Forscher, der sich eingehend mit diesen Problemen beschäftigt hat, bedient sich seiner eigenen Terminologie. Bemerkenswert ist, dass die beiden Erscheinungen — ausgebliebene Reduktion und ausgebliebene Kopulation — nicht durch distinkte Benennungen auseinandergehalten werden. Es wird z. B. bisweilen der Ausdruck Apogamie gebraucht, um die Bildung diploider Embryosäcke zu bezeichnen. Freilich gehören die beiden Erscheinungen intim zusammen, aber erstens bezieht sich die Bezeichnung, da man ja ihre Bedeutung nach DE BARY (1878, S. 479) aufgegeben hat und nunmehr im grossen und ganzen JUELS (1900, S. 40) Definition der Apogamie annimmt, auf die Entstehung eines Sporophyten aus einem Gametophyten ohne Mitwirkung der Kopulation, zweitens kann ein Sporophyt aus einem aposporisch gebildeten Gametophyten entstehen, und drittens kommt Apogamie bei Gametophyten vor, die aus einer reduzierten Spore entstanden sind.

Daneben gibt es vielleicht Fälle, wo Gameten diploider d. h. »apogam» entstandener Gametophyten mit einander kopulieren; auf eine ausgebliebene Reduktionsteilung folgt möglicherweise also nicht immer Apomixis.

Ein Beispiel für eine solche dualistische Verwendung des Ausdruckes Apogamie bildet folgender Teil einer Tabelle von ERNST, 1918.

Tabelle I (ERNST, 1918 S. 596 a).

Apomixis mit Beibehaltung des antithetischen Generationswechsels.	
Apogamie Bildung von Gametophyten und Keimen nach somatisch durchgeführter Teilung der Sporen- (Embryosack) mutterzellen.	Aposporie Bildung von Gametophyten unter Umgehung der Sporenbildung. Fortpflanzung der Gametophyten durch ovogene oder somatische Apogamie.
Ovogene Apogamie	Somatische Apogamie

Es gibt schon einen Ausdruck, Apomeiosis, der in allen denjenigen Fällen verwendet werden könnte, in denen ein Gametophyt aus der Zelle eines Sporophyten mit nicht reduzierter Chromosomenzahl entstanden ist, und Apomixis würde dann die Entwicklung einer gametophytischen Zelle ohne irgendwelchen Kopulationsakt bezeichnen. So sagt schon RENNER (1916, S. 351): »Das Unterbleiben der Reduktionsteilung, das bei habitueller Apogamie notwendig eintreten muss, ist soviel mir bekannt, noch nicht mit einem kurzen Terminus belegt worden. Das Wort, das sich für den längst vorhandenen von selber einstellt, ist Apomeiose.» Die apomeiotischen Fälle sind, bei den Angiospermen, sehr verschiedenartig und werden wahrscheinlich, je nachdem die Beobachtungen weiterer Fälle fortschreiten, eine Serie von Übergangstypen von dem einen Extreme zu dem anderen bilden. Sie können jedoch in zwei Haupttypen geteilt werden: »Apogamie» (in oben genanntem, erweitertem Sinne) und Aposporie. Lässt man die früher erwähnten Merkmale dafür bestimmend sein, was zu sporogenem Gewebe gezählt werden soll, bietet das Feststellen von dem, was zur »Apogamie», bzw. Aposporie gerechnet werden soll, im allgemeinen keine Schwierigkeiten. Die apogamen Fälle, d. h. diejenigen Fälle, wo der Embryosack aus einer nicht reduzierten »Spore» entsteht, sollten dagegen unter einer besonderen Bezeichnung zusammengefasst werden, z. B. Pseudaposporie (SHARP 1926, S. 355), welche Benennung für die Entstehung der diploiden Sporen bei *Marsilia Drummondii* vorgeschlagen ist; in diesem Falle könnte Aposporie mit Euaposporie ersetzt werden (SHARP 1921, S. 316).

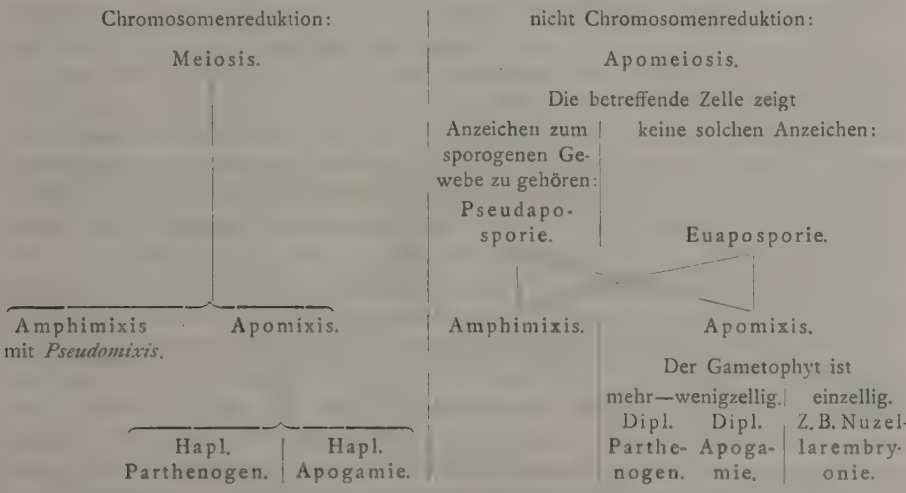
Ich möchte auch ein paar Worte über die Embryogenese sagen. Schon GUÉRIN (1904, S. 80) und TREUB (1905, S. 149) haben für die apomiktische Entwicklung einer Eizelle die Benennung Parthenogenesis vorgeschlagen, für die entsprechende Entwicklung einer anderen gametophytischen Zelle Apogamie. Den Ansichten, die das Unberechtigte darin hervorheben wollen, die Benennung Parthenogenesis für die Entwicklung einer Eizelle in einem aus einer diploiden Zelle entstandenen Gametophyten zu benützen — also für die Entwicklung einer diploiden Eizelle — möchte ich entgegenhalten, es ist unerklärlich, weshalb eine Eizelle nicht eine Eizelle sein sollte, auch wenn das Individuum, auf dem sie sich entwickelt hat, eine erhöhte Chromosomenzahl besitzt. Ausserdem sind ja Fälle bekannt, wo eine solche diploide Eizelle befruchtet werden kann. Wenn die morphologische Herausdifferenzierung einer Eizelle ausbleibt, wie bei *Elatostema acuminatum,* in deren apomeiotisch erzeugten Embryosäcken die Kernteilungen regellos fortschreiten, meist nur vier Kerne gebildet werden, die sich unbestimmt an der Embryosackwandung verteilen, mit Zytoplasma umhüllen und von denen einer den Keim bildet (STRASBURGER, 1910, S. 282), kann vielleicht nicht von Parthenogenesis sondern nur von Apogamie gesprochen werden. Ich finde es aber etwas unberechtigt aus demselben Grunde von somatischer Parthenogenesis als Gegensatz zu generativer Parthenogenesis zu sprechen; der Ausdruck somatische Eizelle, welcher Begriff wohl mit dem Ausdrucke somatische Parthenogenesis im Gedanken verknüpft wird, schmeckt doch nach »contradictio in adjecto». Die Benennungen »somatische» und »generative» Parthenogenesis hat WINKLER (1904, S. 579) vorgeschlagen. Am einfachsten wird das Problem, meiner Meinung nach, dadurch erleichtert, wenn man die Ausdrücke haploide und diploide Parthenogenesis anwendet,

welche — haploid und diploid — HARTMANN (1909, S. 11) für generativ bezw. somatisch einsetzt. WINKLER hat später (1920, S. 121) seine früheren Ausdrücke verteidigt. Er sagt, dass diese zwar um die Gegensätze zwischen den beiden Generationen hervorzuheben durch »gamophasig» und »zygophasig» ersetzt werden können, aber da er diese Ausdrucke »unschön» findet, zieht er vor, an seinen alten Benennungen bis auf weiteres festzuhalten. Gegen die HARTMANN-schen Ausdrucke führt er an, dass diese dem Vorkommen polyploider Pflanzen zufolge zu Missverständnissen führen könnten.

Da hinzu kommt, dass ein Nuzellarembryo nach ERNST (1918) als das Produkt eines aposporen, zu einer einzigen Zelle reduzierten Embryosackes betrachtet werden könnte, kann man die hierhergehörenden Fälle nach Tabelle II klassifizieren.

Tabelle II.

Die sporophytische Zelle, die selbst oder von deren Deszendanten einer die nächstfolgende Generation ausbilden soll, erfährt



2. Die Ursachen der Apomeiosis.

Die Diskussion über die Ursachen der Apomeiosis hat sich in dem letzten Dezennium vor allem um zwei Theorien gedreht: ERNSTS (1918) Bastard-hypothese und HABERLANDTS (1923) Theorie der Nekrohormonen.

Von diesen erörtert die erste die primären Ursachen der Apomeiosis, während die letztere zu ergründen sucht, welche Kräfte es sind, die direkt auf die betreffenden Zellen so einwirken, dass die Meiosis ausgeschaltet wird, und sie doch zu neuen Sporophyten auswachsen können.

Die Morphologie der Reduktionsteilung — d. h. die Art und Weise, in der ihr Mechanismus fungiert — ist beinahe in allen Einzelheiten bekannt, dagegen weiss man wenig von ihrer Physiologie, von den Kräften, die die

Maschinerie in Gang setzen und ihre Funktionen regulieren, trotzdem es nicht an Versuchen gefehlt hat, Theorien hierüber aufzustellen.

Bei der Entwicklung eines Sporophyten werden in einem gewissen Stadium die reduktiven Anlagefaktoren aktiviert und bewirken die Modifikation der vegetativen Kernteilungsfaktoren in einer solchen Richtung, dass dank der Mitwirkung dieser zwei Tendenzen die Teilung in zwei Phasen verläuft und als Ergebnis vier Kerne gibt. Ob diese reduktiven Faktoren neuerweckte oder den veränderten Bedingungen zufolge umgestimmte vegetative Faktoren sind, soll in diesem Zusammenhange dahingestellt sein. Dasselbe gilt auch von der Frage, welche die veränderten Bedingungen seien. Dass in jeder dieser zwei Tendenzen eine gewisse Minimiintensität vorhanden sein muss, ist wohl wahrscheinlich und ebenso dass sie zwecks eines normalen Durchführens der allotypen Teilungen in einem bestimmten Verhältnis zu einander stehen müssen. Ein Verschieben von diesem Verhältnis zugunsten der vegetativen Tendenz — sei es durch Abnahme der reduktiven oder durch Zunahme der vegetativen Tendenz — dürfte bewirken, dass eine begonnene Reduktionsteilung umschlägt und einen vegetativen Charakter annimmt.

Auch STRASBURGER schwebte vermutlich eine ähnliche Deutung der heterotypischen Teilung vor, als er bei Besprechung der Entwicklung der EMZ bei den parthenogenetischen Alchemillen sagte (1904, S. 107): »Die Durchführung der beabsichtigten generativen Teilung stösst bei ihnen aber augenscheinlich auf Hindernisse, so dass die Dauer der Synapsis sich über die Massen ausdehnt . . . Die Anlagen der EMZ kehren somit bei den apogamischen Eualchimillen vor ihrer Teilung in den vegetativen Zustand zurück . . . Augenscheinlich kämpfen beide Entwicklungstendenzen gegeneinander zunächst und es dauert eine geraume Zeit, bis die vegetative Richtung den Sieg davonträgt.»

Eine ähnliche Ansicht über einen gewissen Antagonismus zwischen den vegetativen und reduktiven Tendenzen bringt TAHARA zum Ausdruck (1921, S. 7): »Die wiederholten Untersuchungen lehren uns, dass die Konjugationstätigkeit der einzelligen Organismen durch die Verbesserung des Ernährungszustandes eine nennenswerte Retardierung erfährt. In analoger Weise sollte die Paarungskraft zwischen den homologen Chromosomen bei der Steigerung der Vegetationstätigkeit geschwächt werden . . . Zum Beispiel wird eine spontane Steigerung der Vegetationstätigkeit bekanntlich öfters durch die Bastardierung veranlasst.»

Im Zusammenhange mit seiner unten erwähnten Theorie der Entwicklungshormonen hat HABERLANDT (1923) sich dafür ausgesprochen, dass die meiotischen Teilungen von den typischen grundverschieden sind (S. 284): »Wir werden vielmehr annehmen müssen, dass es besondere Reizstoffe sind, die einmal den typischen, vegetativen, das anderemal den heterotypischen Teilungsmechanismus aktivieren. Denn dass es sich hierbei um ganz verschiedene Teilungsmechanismen handelt, ist wohl selbstverständlich.»

Infolge der unerhört komplizierten Natur der beiden Tendenzen, die von einer grossen Anzahl mitwirkender Faktoren abhängt, können höchst ungleichartige Störungen in dem Kernteilungs- und dem Entwicklungsmechanismus eintreten. Ich glaube aber, dass alle diese Fälle in zwei Haupttypen zusammengefasst werden können.

1. Durch Störungen in einem oder mehreren Faktoren, möglicherweise durch Unverträglichkeit eines oder mehrerer Chromosomenpaare oder nach durchgeführter Teilung durch disharmonische Zusammensetzung des haploiden Chromosomensatzes verursacht, können, je nachdem diese Faktoren früher oder später aktiviert werden, Unregelmässigkeiten früher oder später in dem Kernteilungsmechanismus entstehen, der deshalb zu von den normalen mehr oder weniger abweichenden Kernen und also auch Sporen führt, deren Keimungsfähigkeit darum oft stark reduziert ist.

2. Allgemeine Lähmung des Kernteilungs- oder auch des Entwicklungsmechanismus, die davon abhängt, dass ein absolut notwendiger Faktor seine Funktion nicht zu erfüllen vermag. In diesem Zusammenhang verdient beachtet zu werden, dass das sporogene Gewebe gewissen Nahrungs- und anderen Verhältnissen gegenüber sehr empfindlich zu sein scheint.

Selbstverständlich gibt es zwischen diesen beiden Typen Kombinationen und Zwischenformen.

Die apomeiotischen Phänomene zeigen aber, dass viele Pflanzen der Gefahr verminderter oder ausgebliebener Propagation durch Degeneration der Sporen entgangen sind. Freilich gibt es darunter eine Menge Varianten, aber auch diese können in zwei Typen eingeteilt werden:

1. Die Archesporzelle (beziehungsweise der Archesporkomplex), die phylogenetisch dazu bestimmt ist, Embryosäcke zu konstituieren, hat die Fähigkeit erlangt, früh genug die reduktive Tendenz umzustimmen, so dass eine Äquationsteilung eintritt, bei der der Gegensatz zwischen homologen Chromosomen oder eine event. disharmonische Zusammensetzung eines gebildeten haploiden Chromosomensatzes keine Gelegenheit findet, ihren störenden Einfluss auszuüben. Diese Umstimmung kann in verschiedenen Stadien eintreten: von Fällen, wo sie so früh eintrifft, dass die für die heterotypische Kernteilung charakteristischen Anzeichen gar nicht erscheinen (z. B. *Elatostema sessile*, STRASBURGER, 1910) bis zu Fällen, wo der Umschlag erst in der Diakinese — ja sogar im Metaphasestadium eintritt (z. B. *Calycanthus fertilis*, SCHÜRHOFF, 1923). Die semiheterotypische Teilung mit Regressionskernbildung (ROSENBERG, 1917 S. 194, 1926) bildet ein schönes Beispiel einer solchen Umstimmung.

Alle diese Fälle sind pseudaposporisch.

TAHARA ist der Meinung, dass seine oben erwähnte Hypothese über die Zunahme der vegetativen Tendenz »ohne besondere Schwierigkeit die Chromosomenzahlenverdoppelung bei den parthenogenetischen Pflanzen erklärt» und es ist schon erwähnt worden, dass er als eine Ursache für die Steigerung der vegetativen Tendenz Bastardierung anführt.

2. Das ordentliche Archespor ist zur Vernichtung bestimmt, entweder in einem bestimmten Stadium oder zu verschiedenen Zeitpunkten. Der letztgenannte Fall führt zu fakultativer Paralysie hinüber. Hier wird die Rettung nur dadurch ermöglicht, dass irgend eine andere Nuzelluszelle korrelativ an die Stelle des Archespors tritt, um die Embryobildung zu sichern.

Da die korrelativ einsetzenden Zellen höchst verschiedenartigen Wertes sein können, von potentiellen Archesporzellen zu rein vegetativen Nuzellus- ja sogar Integumentzellen, gehören zu dieser Gruppe Übergangstypen von Pseudaposporie zu reiner Euaposporie.

Zu diesem Typus gehört *Oxyria*, ebenso wie, meiner Meinung nach, die oben erwähnten Alchemillen aus der Entwicklung ihres Makroarchespors zu schliessen, wie sie MURBECK (1901) und BÖÖS (1917 und 1924) gedeutet haben. STRASBURGER (1904) ist jedoch einer anderen Ansicht. Von den entgegengesetzten Ansichten dieser Forscher sagt TÄCKHOLM (1922, S. 365): »Wenn STRASBURGERS Darstellung richtig ist, dass es die von Anfang an stark hervortretende axile EMZ ist, welche ohne Reduktionsteilung zu einem Embryosack auswächst, so ist obligate Apogamie die einzige denkbare Möglichkeit, denn die seitlich gestellten Archesporzellen teilen sich ebenfalls ohne Reduktionsteilung und haben eine noch ausgesprochenere somatische Natur als die axilen; sie machen überhaupt kein Synapsisstadium durch. Nach MURBECKS und BÖÖS' Darstellung, — — — die mir überzeugender scheint, — — — muss obligate Apomixis eintreten. In Wirklichkeit jedoch dürfte diese Erscheinung, dass der Embryosack seinen Ursprung nicht von der ordentlichen EMZ, sondern von einer — — — vegetativen Zelle nimmt, als eine Art Aposporie betrachtet werden können.» Wie die vorliegende Untersuchung gezeigt hat, so sterben bei *Oxyria* wie bei den Alchemillen die axilen, ordentlichen Archesporzellen ab, und laterale Zellen treten, bei *Alchemilla* obligat bei *Oxyria* fakultativ an ihre Stelle. Wahrscheinlich kommt doch auch wenigstens bei einigen Alchemillen fakultative Parthenogenesis vor.

Was für ein ursächlicher Zusammenhang besteht nun zwischen den absterbenden, axilen und den auswachsenden, lateralen oder basalen Zellen? Es sind zwei Fälle möglich:

Erstens: durch Erhöhung ihrer Entwicklungstendenz wachsen die adventiven Zellen aus und verdrängen die ordentlichen Archesporzellen. Es wäre in diesem Falle eine Konkurrenzerscheinung.

Zweitens: durch die Degeneration des ordentlichen Archespors, werden die adventiven Zellen in stand gesetzt sich — sekundär — zu entwickeln. In diesem Falle wäre die Entwicklung eine Korrelationserscheinung.

Dass das Hinsterben des ordentlichen Archespors das Primäre, die Entwicklung der adventiven Zellen das Sekundäre ist, halte ich für das Wahrscheinlichste; teils zeigt die Degeneration der Pollenfächer, dass bei dem sporogenen Gewebe Degenerationstendenz vorliegt, die nach DUDGEONS Untersuchung von *Rumex crispus* sowohl das mikro- als das makrosporogene Gewebe treffen kann, teils habe ich Fälle gefunden, wo der Embryosack degenerierte, ohne dass die umgebenden Zellen Zeichen von Aktivität zeigten, was vermutlich darauf zurückzuführen ist, dass diese Degeneration in einem so späten Stadium eingetreten war, dass die umgebenden Zellen, die für eine sekundäre Entwicklung in Frage kommen konnten, sich in einem derartigen Zustand befanden, dass ihre weitere Entwicklung unmöglich war (Fig. 14). Die Entwicklung macht also den Eindruck eine Korrelationserscheinung zu sein.

Etwa so deutet auch BÖÖS (1917, S. 22) die Vorgänge bei den Alchemillen, denn bei der Besprechung der Ursachen der Parthenogenesis bei diesen Pflanzen sagt er: »Bei den meisten parthenogenetischen Formen sind jedoch Störungen in den sexuellen Verhältnissen eingetroffen, aber diese beschränken sich nicht nur auf die männlichen Geschlechtszellen, sondern auch die weiblichen sind von ihnen beeinflusst worden. Demnach sind die parthenogenetischen Alche-

millen sexuell stark entschwächt, was sich nicht nur durch die Desorganisation des Pollens, sondern auch durch die abnorme Entwicklung des weiblichen Archespors äussert.»

In welcher Weise wird die korrelative Entwicklung der adventiven Zellen ausgelöst? Auch hier gibt es zwei Möglichkeiten:

1. In normalem Zustand ist das ordentliche Archespor Sporenbilder. Hierdurch werden die umgebenden Zellen von dieser Aufgabe ferngehalten, obgleich auch sie vielleicht im Laufe der Phylogenese nebst der axilen Zelle diese Aufgabe gehabt haben. Wenn nun das ordentliche Archespor ausgeschaltet wird, hört dessen Rückwirkung auf die umgebenden Zellen auf und eine Restitution tritt ein, wobei aber ihre verminderte reduktive Tendenz sich der vegetativen gegenüber nicht genug geltend zu machen vermag; eine Umstimmung der begonnenen Reduktionsteilung oder eine rein vegetative Teilung ist die Folge.

2. Die Bilder, die das Makroarchespor der *Oxyria* während seiner Entwicklung zeigen, dürften sehr gut zur Beleuchtung der HABERLANDTschen Theorie über Entwicklungshormonen beitragen können.

Durch eine Serie von Untersuchungen hat HABERLANDT (1913, 1914, 1921 a) gezeigt, dass verwundete Zellen Reizstoffe ausscheiden, die schon ausgewachsene Dauerzellen zu vegetativen Teilungen anregen. Er nennt diese Stoffe Wundhormonen. Diese Beobachtungen wurden durch die Untersuchungen von REICHE (1924), BRIEGER (1924, 1925) und WEHNELT (1927) bestätigt. Später hat HABERLANDT ihre Wirkungen in dem Nuzellus (1921 b, 1921 c, 1922) erweisen können, wo teils Nuzelluszellen zur Bildung von nuzellarembryoähnlichen Wucherungen, teils Eizellen zur parthenogenetischen Entwicklung angeregt worden sind. Auf diese Beobachtungen stützt HABERLANDT seine Theorie von den Nekrohormonen. Nach dieser scheiden absterbende ebenso wie verwundete Zellen Reizstoffe — Nekrohormonen — aus, die in ihren Wirkungen den Wundhormonen ähneln. Anfangs waren es nur embryobildende Zellen, auf die er seine Theorie zur Anwendung brachte, aber später (1923), nachdem er einige parthenogenetische Kompositen untersucht hatte, erweiterte er die Theorie dahin, dass die Nekrohormonen auch die Ursache des Ausbleibens der Reduktionsteilung, d. h. der oben erwähnten apomeiotischen Phänomene seien. Die Umstimmung einer Reduktionsteilung zur Äquationsteilung kommt nach HABERLANDT dadurch zustande, dass die Nekrohormonen, die ja zu vegetativen Teilungen anregen, die reduktionsanregenden Hormonen (siehe oben) früher oder später überwältigen, wonach eine vegetative Teilung folgt.

Es gibt Belege sowohl für als auch wider diese Theorie. MICHAELIS (1925) fand in dem Nuzellus bei *Epilobium*-Bastarden nebst dem Embryo auch Nuzelluszellen, die ausgewachsen und geteilt worden waren. Diese Wucherungen seien wahrscheinlich durch Nekrohormonen zustandegekommen, da mehrere abgestorbene Zellen in diesen Nuzelli vorhanden waren. Ebenso schreibt TISCHLER (1927) den Nekrohormonen das kräftige Auswachsen des Tapetums zu, die er bei der Untersuchung von *Ribes Gordonianum* oft in den Pollenfächern mit degenerierten Pollenkörnern fand.

BRIEGER, dessen Untersuchungen die HABERLANDTsche Theorie von den Wundhormonen unterstützen, meint doch, dass man betreffs der Theorie nicht zu weit gehen darf. In seinen histologisch-morphologischen Untersuchungen

an sterilen Artbastarden (1928) hat er besonders drei kritische Phasen in der Ontogenie der Bastarde gefunden, in denen die Unausgeglichenheit des Genotyps phänotypisch in Entwicklungsstörungen ihre Wirkung ausübt. Als er von kümmerlichen Keimpflanzen der ersten Periode berichtete, deren Zellen sich in einem chaotischen Zustand befanden — solche Gewebeanomalien werden von einigen Forschern als Folge einer genotypischen Gleichgewichtsstörung angesehen —, führte er eine andere Erklärung an, indem er sagt (1928, S. 322), dass »alle diese Anomalien charakteristisch für Gewebe sind, in denen einzelne Zellen oder Zellgruppen absterben und Wundreizstoffe im Sinne HABERLANDTS (1921) erzeugen, die angrenzende Zellen zu neuer meristematischer Teilung anregen.»

In denjenigen Pollenfächern und Samenanlagen seiner *Nicotiana*-Bastarde, wo das Archespor oder dessen Deszendanten degeneriert waren, zeigten die Zellen des Tapetums bezw. des Epitels mächtige Anschwellungen, etwa so wie TISCHLER es bei *Ribes Gordonianum* beobachtet hatte. BRIEGER glaubt jedoch (1928, S. 344), dass hier »das Absterben des Archespors, bzw. der Gametophyten erst durch diese Wucherungen bedingt ist».

Bei dem Aufstellen seiner Theorie vermutete HABERLANDT, dass weitere Untersuchungen von parthenogenetischen Pflanzen, absterbende Zellen in der Nähe der sich teilenden EMZ zeigen, und somit die Theorie bestätigen würden. Eine von MEYER (1925) gemachte Nachprüfung seiner Präparate von *Thismia javanica*, bei der er schon 1909 »Apogamie» nachgewiesen hatte, erwies, dass in den Stadien, wo die Umgestaltung der Teilung von reduktiv zu vegetativ erfolgte, keine abgestorbenen oder absterbenden Zellen in dem Nuzellus vorhanden waren.

Wie schon erwähnt, können die Verhältnisse bei *Oxyria* sehr gut als eine Bestätigung der HABERLANDTschen Theorie dienen. Die Tatsache, dass keine sekundäre Entwicklung in so späten Stadien, wie sie in Fig. 14 zu sehen sind, stattfinden kann, braucht ja nicht gegen die Theorie zu sprechen, da in diesen Fällen die adventiven Zellen ja für die betreffenden Hormonen unempfindlich sein können.

Es scheint mir jedoch, als ob die adventiven Zellen hinreichend embryonal wären, sich sekundär entwickeln zu können, nachdem die hemmende Einwirkung, die die ordentliche Zelle ausgeübt hat, verschwunden ist. Dass die sekundäre Entwicklung vegetativ vor sich geht, folgt aus dem unten Gesagten. —

Die Erscheinungen bei *Oxyria*, wo die sekundäre Entwicklung in verschiedenen Stadien stattfindet, heben einen wichtigen Umstand der Reduktionsteilungstendenz hervor.

Erst in einem bestimmten Stadium ist der Nuzellus für Reduktionsteilung reif. Wenn die sekundäre Entwicklung, wie dies bei *Oxyria* vorkommen kann, einsetzt, ehe das ordentliche Archespor Zeichen einer beginnenden Reduktionsteilung zeigt, so finden sich natürlich unter den sekundär entwickelten Zellen auch keine solchen Anzeichen vor (Fig. 17 a).

Dies ist dagegen der Fall, wenn unzweideutige Anzeichen dafür vorliegen, dass das ordentliche Archespor seine Reduktionsteilung begonnen hat und danach degeneriert. Für die adventiven Zellen sind zur Reduktionsteilung dieselben Faktoren erforderlich, wie für das ordentliche Archespor. Bei dem letzteren

werden diese Faktoren in einem gewissen Zeitpunkt zur Funktion aktiviert — in diesem Falle bei *Oxyria* nach dem Abteilen einer Deckzelle — bei den adventiven dagegen, wenn sie überhaupt aktiviert werden können, gerade wenn die sekundäre Entwicklung anfängt.

Aus diesem Grunde finden sich Reduktionsteilungssymptome vor:

1. in lateralen Archesporzellen, ehe sie »Deckzellen» abgeteilt haben, Fig. 7 A.
2. in den Deckzellen (sowohl des ordentlichen als des adventiven Archespors), Fig. 10 c.
3. in den übrigen Deszendanten der lateralen Zellen. Ihre Anzahl kann variieren, je nach der Anzahl Zellteilungen, die durchgeführt worden sind.

Schon MURBECK (1901, S. 18) ist der Ansicht, dass die Teilungen, die die lateralen Archesporzellen bei *Alchemilla* erfahren, trotzdem sie vegetativer Natur, denjenigen völlig vergleichbar sind, die bei der axilen, ordentlichen Archesporzelle stattfinden: Abteilung der Deckzelle, Entwicklung derselben zum Deckzellkomplex und Bildung von 3—4 Makrosporen durch eine somatische Tetradenteilung. Diese Ansicht ist verständlich, da ja MURBECK die synapsisähnlichen Bilder unter den Deszendanten der lateralen Zellen als Todeserscheinungen deutete. Eigentümlicher ist aber, dass BÖÖS (1924, S. 227), der zu zeigen behauptet, diese Bilder seien Zeichen der Reduktionsteilung, nichtsdestoweniger sich grosse Mühe gibt, STRASBURGERS (1904, S. 113) und TÄCKHOLMS (1922, S. 365) Ansichten zu widerlegen, nach denen die Teilung der lateralen Zellen nicht als eine somatisierte Tetradenteilung und die Teilungsprodukte nicht als Makrosporen zu betrachten sind.

Man könnte vielleicht diejenigen Zellteilungen als einen phylogenetischen Anklang an die Tetradenteilung betrachten, die bei einer Archesporzelle erfolgen können, wo die Reduktionsteilung der vegetativen Tendenz weicht oder hat weichen müssen (siehe TISCHLER, S. 450), wodurch diploide Embryosäcke entstehen. Dagegen halte ich es für ganz unrichtig, die Zellteilungen bei den parthenogenetischen *Alchemilla*-Arten wie bei *Oxyria* als Tetradenteilungen, die Zellteilungsprodukte als Makrosporen einzureihen.

Ebenso wie bei den erstgenannten Fällen, die sich sexuell fortpflanzenden Verwandten bei der Annahme von verkürzter Reduktionsteilung als Vorbild gedient haben, ebenso hat man natürlich bei Aufstellung der Theorie, dass bei den Alchemillen die Teilungen der lateralen Zellen Tetradenteilungen sind, die Entwicklung des ordentlichen Archespors als Vorbild genommen. Da aber einige ihrer Deszendanten Zeichen beginnender Reduktionsteilung zeigen, würde hieraus erfolgen, dass auf eine Tetradenteilung eine — wenn auch nicht durchgeführte, so doch begonnene — Reduktionsteilung käme. Und da ausserdem diese Zellen mit denjenigen gleichwertig sind, die die Embryosäcke konstituieren, und die BÖÖS Makrosporen nennt, würde das Eigentümliche eintreffen, dass Sporen dazu geneigt wären, Reduktionsteilung zu beginnen. Dies ist ja an und für sich nichts Unmögliches, aber unter den Angiospermen würde es etwas eigentümlich erscheinen. Es sind freilich Fälle bekannt, wo eine Zelle, die Reduktionsteilung erfährt, auch am Ende zum Embryosack wird, wie dies der Fall bei den EMZ der *Cypripedium*- und *Plumbagella*-Typen ist, aber

nur wenige (siehe SCHNARF, 1928, S. 248) könnten wohl auf den Gedanken kommen, ähnliche EMZ auch als Makrosporen zu bezeichnen.

Die Verhältnisse bei *Oxyria* zeigen, wie ebenso wie bei den genannten *Alchemilla*-Arten somatische Teilungen eingeschoben werden und wie erst in einem späteren Stadium die Archespornatur der lateralen Zellen an den Tag tritt, wobei einige der Zellen, wahrscheinlich die der Epidermis näher gelegenen, Tendenzen zeigen, eine Reduktionsteilung zu beginnen.

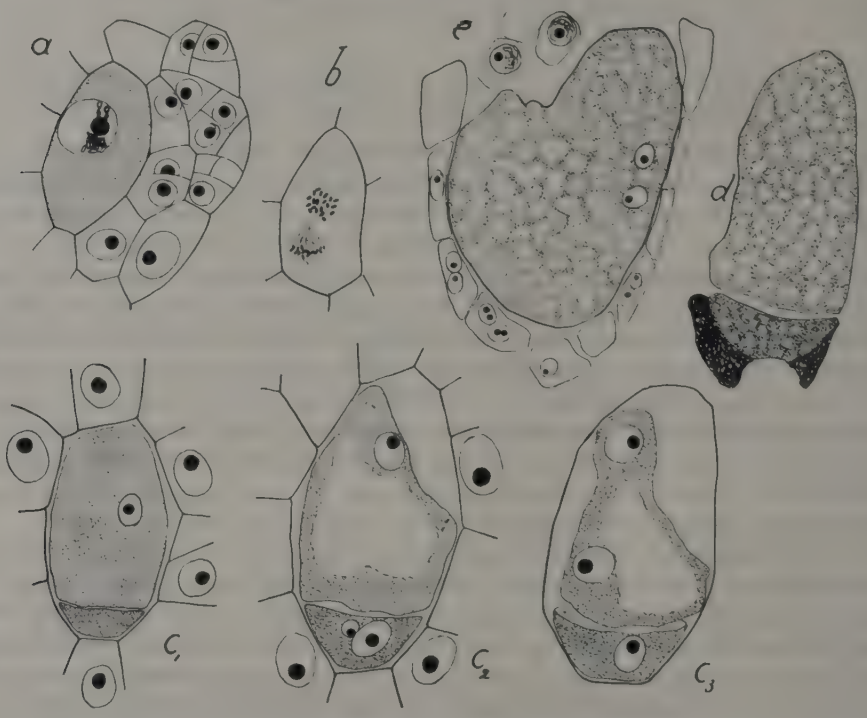


Fig. 21. *Rumex turcestanicus*. Riesenzellen in dem mikrosporogenen Gewebe. a zeigt ein paar solche Riesenzellen im Ruhestadium und eine im Synapsisstadium. Aus der Abb. geht auch hervor, dass die aussergewöhnliche Grösse dieser Zellen dadurch verursacht ist, dass gewisse Zellteilungen ausgefallen sind. Die PMZ rings herum befinden sich in Ruhezustand. b Eine Riesenzelle in homotypischer Metaphase. c Drei sukzedane Schnitte zeigen eine obere Riesenzelle mit wandgestelltem Plasma und vier tetraederartig angeordneten Kernen. Die untere Zelle mit drei Kernen ist im Begriff verdrängt zu werden. d Eine grössere und eine kleinere Riesenzelle in einem fortgeschritteneren Stadium. e Ein anderer Schnitt durch die grössere Zelle des vorhergehenden Bildes. Zwei von den vier Kernen der Zelle sind sichtbar. Die umgebenden PMZ befinden sich in Postsynapsis; die Tapetenzellen sind 2-kernig. a, b, d und e = 1300 × 1/3, c = 1900 × 1/3.

Ich kann es in diesem Zusammenhang nicht unterlassen, einen Fall zu beschreiben, den ich in meinem Polygonaceenmaterial gefunden habe und der in gewissem Grade diese Frage berührt.

In einigen Pollenfächern von *Rumex turcestanicus* fand ich eine von der gewöhnlichen abweichende Entwicklung des mikrosporogenen Gewebes. Nur in zwei Blüten fand ich Stadien derselben, weshalb der Entwicklungsgang nicht völlig klar ist. Die Fixierungen dieser Blüten hatten im Sommer 1927 statt-

gefunden, und als ich nach der Entdeckung der abnormen Verhältnisse im Sommer 1928 erneute Fixierungen vornehmen wollte, fand ich, dass diese Pflanze in diesem Jahre nicht blühte. Der Verlauf wird am besten durch Hinweis auf die Figuren klargelegt. Fig. 21 a zeigt, wie es unter den PMZ solche gibt, die beträchtlich grösser sind als die übrigen. Weiter geht aus der Figur hervor, dass ihre abweichende Grösse dadurch verursacht ist, dass die letzten Zellteilungen, die normalerweise der Bildung der PMZ unmittelbar vorangehen, ausgefallen sind. Die gewöhnlichen PMZ befinden sich im Ruhestadium und verbleiben darin, während die anomalen Zellen eine Entwicklung — nicht synchron — durchmachen, deren sämtliche Phasen ich nicht beobachten konnte. Fig. 21 a zeigt, dass eine solche Zelle noch mehr vergrössert wird und Reduktionsteilung erfährt. Ich habe freilich von der heterotypischen Teilung nur Synapsisstadien gesehen, aber während der homotypischen Metaphase (Fig. 21 b) fand ich die Chromosomenzahl ungefähr = 20. Etwa dieselbe Zahl habe ich in der Diakinese der EMZ wahrgenommen. (Fig. 16 b).

Das nächste von mir beobachtete Stadium geht aus Fig. 21 c hervor; diese zeigt eine grosse Zelle mit wandgestelltem Plasma, in dem sich 4 Kerne befinden, die im Verhältnis zu einander so gelegen sind, wie die Ecken eines Tetraeders. Unterhalb derselben liegt eine Zelle, die einen kleinen und zwei grosse Kerne enthält. Dieses Stadium könnte vielleicht in der Weise gedeutet werden, dass nach der Reduktionsteilung aus einem der vier Kerne eine 4-kernige embryosackähnliche Bildung entstanden ist. Die übrigen drei Kerne der Reduktionsteilung — die in der unteren Zelle liegen — sind in einem eigenen Teil des Plasmas eingeschlossen und eben im Begriff, verdrängt zu werden. Für diese Deutung könnte möglicherweise der Umstand sprechen, dass ich keine deutliche Wand zwischen den beiden Teilen finden konnte. Ausserdem ist erwähnenswert, dass die Kerne der oberen Zelle ungefähr gleich gross, die der unteren ungleich gross sind.

Eine andere Möglichkeit ist, dass jede Zelle durch Reduktionsteilung entstanden ist. Der vierte Kern der unteren Zelle könnte im nächsten Schnitt liegen, der aber leider vom Mikrotommesser gekratzt worden ist. Gegen diese Annahme spricht jedoch die verschiedene Grösse der Kerne in der unteren Zelle.

In Fig. 21 d finden sich aufs neue dicht aneinander zwei solche Zellen vor, jetzt in weiter vorgeschrittenem Stadium. Sie sind von einem vakuolisierten Plasma erfüllt. Die grössere enthält noch immer 4 Kerne, in der unteren habe ich keine Kerne finden können. Fig. 21 e ist ein anderer Schnitt durch die grössere Zelle der Fig. 21 d, die kleinere Zelle ist von diesem Schnitt nicht getroffen worden.

Die umgebenden, normalen PMZ befinden sich im Ruhestadium, selbst noch wenn die anomalen das Stadium erreicht haben, das in Fig. 21 c dargestellt wird, aber in der Fig. 21 e ist der Synapsisknoten der PMZ eben im Begriff sich aufzulösen.

Was die Entstehung dieser makroarchesporähnlichen Bildungen in einem mikrosporogenen Gewebe verursacht hat (siehe TISCHLER 1921 S. 106), ist natürlich unmöglich zu entscheiden. Die Blüten bei denen sie auftraten, wiesen

im übrigen gar keine anomalen Zeichen auf. Sonst tritt bei *Rumex turcestanicus* oft die früher erwähnte Degeneration des sporogenen Gewebes auf.

Ich habe diesen Fall hier erwähnt, weil er zeigt, wie Zellteilungen der sporogenen Zellen, die normalerweise vor der Reduktionsteilung eingeschoben werden sollen, ausfallen können, ebenso wie bei den Makroarchesporzellen der *Oxyria* und der *Alchemilla*-Arten solche Teilungen eingeschoben werden können, die normalerweise nicht vorkommen, wo also die sekundäre Archesporzelle normalerweise direkt zur EMZ wird.

Man muss ohne Zweifel annehmen, dass sich die Verhältnisse bei *Alchemilla* auf besagte Weise entwickelt haben. Dass die lateralen, potentiellen Archesporzellen, nachdem sie phylogenetisch davon ausgeschlossen worden sind, ordentliche Sporenbilder zu sein, dennoch Deszendanten erzeugen, die betreffs der Anzahl der Zellen einer Tetrade entsprechen, dies hängt sicherlich ganz und gar von dem verhältnismässig bestimmten Zeitpunkt ab, in dem die sekundäre Entwicklung ihren Anfang nimmt, weshalb die topographischen Verhältnisse die Entstehung von Zellreihen bedingen, die den Tetraden ähneln.

Da die lateralen Zellen bei *Alchemilla* und *Oxyria* von unzweifelhaft sporogener Natur sind, muss die Entwicklung derselben als Pseudaposporie betrachtet werden. Wenn aber ihre Archesporeigenschaften abnehmen, ihr Aussehen gewöhnlichen Nuzelluszellen mehr ähnelt, und ihr Abteilen von »Deckzellen» weniger augenfällig wird, und vor allem wenn ihre Deszendanten in so hohem Grade somatisiert werden, dass sich keine Reduktionsteilungssymptome mehr zeigen, dann gleiten die Fälle immer mehr zur Euaposporie hinüber.

Ebenso wie die Somatisierung des Archespors nach den Seiten hin zunimmt, wird sie auch grösser, gegen die Chalaza. Es ist ja nicht anders zu erwarten, als dass die Basalzellen rein somatisch sind. Nur in einem Fall (Fig. 9 c) fand ich Reduktionsteilungssymptome im inneren Nuzellus. Bemerkenswert ist dabei, dass die Entwicklungsfähigkeit nach innen abnimmt, so dass die Möglichkeit zu sekundärer Entwicklung bei den Basalzellen früher aufhört als bei den lateralen Zellen. Die letzteren fand ich erst zum korrelativen Eingreifen unfähig, wenn der ordentliche Embryosack so spät, wie Fig. 14 es zeigt, degeneriert war. Die Basalzellen waren nur in einem verhältnismässig frühen Stadium zu Embryosäcken entwickelt.

Dass solche Zellen auch bei *Alchemilla* zu Embryosäcken entwickelt werden, ist sehr leicht möglich. MURBECK (1901, S. 35) beschreibt, wie er »in dem Basalteil des Ovulum — weit unter dem Grunde des Embryosackes und somit weit unter dem Gebiete, das von dem sporogenen Gewebe eingenommen war — eine eiförmige Zelle von sehr beträchtlichen Dimensionen und in ihrem Cytoplasma vier freie Kerne» fand. MURBECK hielt es für ganz unzweifelhaft, dass dies — seinem Aussehen nach zu urteilen — ein Embryosack war. In einer späteren Arbeit (1902, S. 4) korrigiert MURBECK diese Angabe insofern, dass der betreffende Embryosack trotz seiner eigenartigen Lage aus dem lateralen Archespor entstanden sein könne. Auch STRASBURGER (1904, S. 111) bespricht die Möglichkeit von Embryosackbildung aus dieser Basalpartie. »Übrigens», sagt er, »mag nicht ausgeschlossen erscheinen, dass auch Zellen andern Ursprungs in die gleiche Entwicklung eintreten, ... Ja, manchmal möchte man, infolge von Verschiebungen in der ursprünglichen Anordnung meinen,

dass sie ihren Ursprung aus einer Basalzelle der Anlage nahmen, was jedoch recht unwahrscheinlich ist und niemals unzweideutig festzustellen war.»

Dass dies aber nicht so unwahrscheinlich ist, zeigen die Fälle, die später wahrgenommen worden sind, wo sich Embryosäcke aus Nuzelluszellen entwickelten. Zunächst sind die von ROSENBERG (1906, 1907) und SCHNARF (1919) nachgewiesenen, euaposporischen Embryosäcke bei *Hieracium* zu nennen, möglicherweise auch LLOYDS (1902, S. 42) Beobachtungen bei *Asperula,* sowie LAGERBERGS (1909, S. 39) Angabe, dass sich bei *Adoxa moschatellina* ausser der normalen Archesporzelle bisweilen eine tiefgelegene Zelle vorfindet, die sich ebenfalls zu einem Embryosack entwickeln kann. Es ist zu bemerken, dass die beiden letztgenannten Pflanzen zu einer Ordnung gehören, in der Mehrzelligkeit des Archespors keine Seltenheit ist oder wo das Archespor ausser einer ordentlichen mehrere potentielle Archesporzellen hat. Bei *Bellis perennis* glaubt CARANO (1921) ebenfalls Euaposporie nachgewiesen zu haben.

Diese und ähnliche Fälle ebenso wie die archesporähnlichen Zellen, die man in den inneren Teilen des Nuzellus, ja sogar im Funikulus gefunden hat, führen zu den Fällen hinüber, wo eine Nuzelluszelle direkt zum Embryo auswächst. Die letztgenannten betrachtet ERNST (1918, S. 473) als »ein Endstadium der Aposporie». »Statt einen aposporen Embryosack zu erzeugen», sagt er, »wird die zur Entwicklung gebrachte extrasaccale Zelle gerade zur Eizelle oder zur Initialzelle eines vegetativen Keimes». Derselben Ansicht ist TÄCKHOLM (1922, S. 276), der ausserdem äussert, dass eine weitere Gleichheit zwischen den drei Erscheinungen Apogamie (i. e. Pseudaposporie), Aposporie (i. e. Euaposporie) und Nuzellarembryonie vorliegt, indem sie zu demselben Endresultat führen, nämlich zur Bildung typischer Samen. Aus diesem Grunde schlägt er vor, diese drei Fälle unter der Benennung Agamospermie zusammenzufassen.

Diese drei Etappen in der Verschiebung der Propagationstendenz nach hinten liegen alle noch innerhalb der Zone, in welcher mit dem Ausbilden eines Propagationskörpers das Ausbilden des Samens noch verknüpft ist.

Nun kann aber die vegetative Tendenz innerhalb der floralen Region noch früher, ja sogar zu dem Zeitpunkt der Anlegung des floralen Sprosses, überhandnehmen, so dass an dessen Stelle ein vegetativer Trieb gebildet wird. Ein Beispiel für einen so frühen Umschlag bietet *Saxifraga stellaris* f. *comosa,* die in den Blattwinkeln statt Blüten vegetative Triebe bildet. Einige F_2-Pflanzen der Kreuzung *Salix caprea* × *viminalis* bilden nach HERIBERT-NILSSON (1918, S. 75) an Stelle von Infloreszensen vegetative Laubsprosse. Wenn also die vegetative Tendenz auf der Strecke Blütenanlage—Samenanlage überhandnimmt, ist ein mehr oder weniger umgewandelter Blütentrieb die Folge. Beispiele hierfür sind auch die unecht viviparen Pflanzen.

Eine ganze Reihe von Forschern (A. BRAUN, 1859, S. 177, DARWIN, 1868, II, S. 229, DE BARY, 1878, S. 484, HUNGER, 1887, u. a. m.) haben schon darauf hingewiesen, dass Pflanzen, bei denen vegetative Fortpflanzungsorgane — ganz oder teilweise — an Stelle von Blüten oder Blütenständen getreten sind, durch eine Einschränkung oder ein vollständiges Ausfallen der Fähigkeit normaler Samenbildung gekennzeichnet sind. ERNST hat in seiner Arbeit

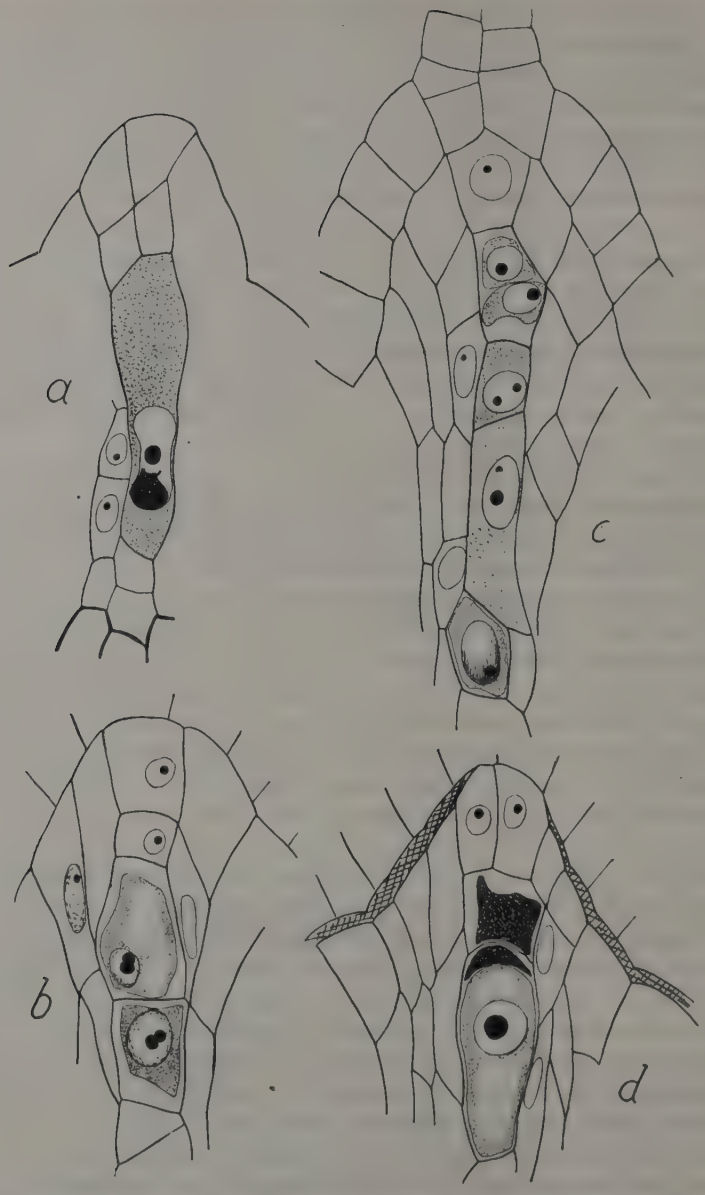


Fig. 22. *Polygonum viviparum*. a EMZ (im Synapsisstadium) im Begriff zu degenerieren. b Dyade, bei der die obere Zelle am grössten und vakuolisiert ist. Man beachte, dass die Kerne zwei Nukleolen enthalten. c Tetrade. Die kräftige Zelle unmittelbar am chalazalen Ende der Tetrade zeigt Tendenz sich zu vergrössern. d Einkerniger ES. 2250 × 1/8.

Bastardierung als Ursache der Apogamie (1918) dieser Frage den grösseren Teil eines Kapitels gewidmet, worin er vor allem bulbilltragende *Lilium*- und *Agave*-Arten, *Dentaria bulbifera* und *Poa alpina* f. *vivipara*, diskutiert. Im allgemeinen zeigen die embryologischen Untersuchungen, dass sich bei diesen

»unecht viviparen» Pflanzen Unregelmässigkeiten in der Entwicklung des sporogenen Gewebes vorfinden. Dies hat z. B. KINDLER (1914) bei *Ficaria ranunculoides* und SCHWARZENBACH (1922) bei *Cardamine bulbifera* beobachtet.

Polygonum viviparum L. ist wiederholt Gegenstand blüten- und fruchtbiologischer Untersuchungen gewesen [HUNGER, 1887 (siehe dort auch frühere Literatur)]. Von diesen früheren Untersuchungen interessiert hier nur die Feststellung, dass sich unbrauchbarer oder so gut wie unbrauchbarer Pollen vorfand sowie HUNGERS Wahrnehmung, dass das Entfernen der jungen Bulbillanlagen keinen vermehrten Fruchtansatz herbeiführte.

In seiner unten erwähnten Polygonaceenarbeit sagt BAUER (1922, S. 283), dass »wegen tauben Pollens aber die Blüten gewöhnlich unfruchtbar sind; die Samenanlage hingegen scheint nach von mir angefertigten Mikrotomschnitten normal zu sein».

Wie in der Einleitung erwähnt wurde, standen mir nicht hinreichlich junge Stadien zur Verfügung um die Entwicklung der sporogenen Gewebe von Anfang an verfolgen zu können und auch sonst ist meine Untersuchung von *Polygonum viviparum* noch keineswegs vollständig, aber dessen ungeachtet möchte ich hier ein paar Wahrnehmungen mitteilen um zu zeigen, dass der mangelhafte Fruchtansatz bei diesem Bulbillträger nicht ausschliesslich auf den schlechten Pollen zurückzuführen ist.

Dass *Polygonum viviparum* schlechten oder untauglichen Pollen hat, beruht u. a. auf Unregelmässigkeiten bei der Reduktionsteilung. Dies geht daraus hervor, dass die Pollenkörner von äusserst ungleicher Grösse sind, von besonders kleinen bis zu sehr grossen.

Die Samenanlage hat ungefähr denselben Aufbau, wie sie weiter unten für einige andere *Polygonum*-Arten beschrieben wird. Ob das Archespor mehrzellig ist, habe ich nicht entscheiden können, aber in den frühesten von mir beobachteten Stadien bestand das Nuzellusgewebe aus einer gut begrenzten zentralen Partie, die von einer peripheren umgeben war. Bei der Entwicklung der EMZ und ihrer Deszendanten degenerierten die Zellen in der zentralen Partie auf eine besonders in die Augen fallende Weise und wurden lange vor den Zellen in der peripheren Partie ihres Inhaltes entleert; aber auch sonst ist die Grenze zwischen ihnen besonders markant durch die Konfiguration, welche die Nuzellusepidermis an der Grenze zwischen ihnen erhält, was aus Fig. 22 d hervorgeht.

Die EMZ wird stark verlängert (Fig. 22 a) und erleidet eine Teilung, was zu einer linearen Tetrade zu führen scheint (Fig. 22 c). Da ich keine Teilungsstadien wahrgenommen habe, konnte ich nicht entscheiden, ob eine Reduktion der Chromosomenzahl stattfindet. Es ist indessen bemerkenswert, dass die Kerne in den Deszendanten-Zellen sehr nukleolenreich sind. Von den Zellen der gebildeten Tetrade wächst die chalazale zum ES aus (Fig. 22 d), der in ausgebildetem Zustande (Fig. 23 a) von gewöhnlichem Polygonaceen- und Normaltypus ist. Die Eizelle und die Synergiden sind normal orientiert, aber Vakuolen fehlen, weshalb die Kerne in diesen Zellen nicht so extrem endgestellt sind, wie dies gewöhnlich der Fall ist. Der Zentralkern ist sehr gross, hat eine grosse und ausserdem zwei oder mehrere kleine Nukleolen und

liegt in einem verhältnismässig vakuolenfreien Plasma. Die Antipodenzellen sind wie bei den übrigen Polygonaceen orientiert und oft zweikernig.

Die weitere Entwicklung des Embryosackes habe ich nicht verfolgt.

Dies ist indessen bei weitem nicht die gewöhnliche Entwicklung, ja ich glaube fast man kann sagen, sie gehöre zu den Ausnahmen.

Die EMZ oder ihre Deszendanten können in verschiedenen Stadien degenerieren. Ob dies auch vor dem Synapsisstadium geschieht, habe ich nicht konstatieren können, aber es ist schon glaublich. Ich habe in ein paar Fällen beobachtet, dass die Mitte des Nuzellus von Zellen eingenommen war, die

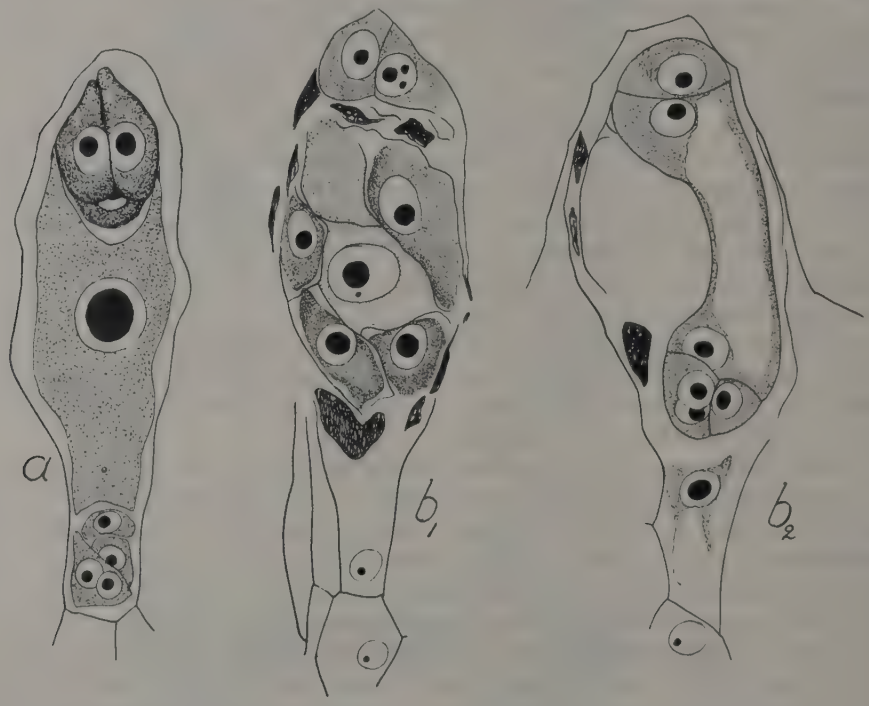


Fig. 23. *Polygonum viviparum.* a Fertiger ES. b Zwei sukzedane Schnitte zeigen, wie ein 8-kerniger ES durch eine Ansammlung von auswachsenden Zellen, die möglicherweise als ein anderer ES aufzufassen sind, in der Mitte stark eingedrückt worden ist. 2250×1/8.

nicht die Anordnung aufwiesen, welche man sich bei einer Tetrade erwarten kann; statt dessen machten sie den Eindruck, rein vegetative Zellen zu sein.

Fig. 22 a zeigt, wie die EMZ gerade zusammengedrückt wird und dass der Kern eingedrückt ist. Während dieser Degenerationsprozesse waren die übrigen Zellen kräftig entwickelt und besonders die Deckzellen stark axial gestreckt.

Dass bei den Teilungen der EMZ Störungen vorkommen, ist höchstwahrscheinlich. Fig. 22 b zeigt, wie die Kerne in den Zellen einer Dyade mit je zwei ziemlich grossen Nukleolen ausgestattet sind, und dass die obere Zelle sich vergrössert hat und möglicherweise dabei ist, zu einem Embryosack auszuwachsen.

Fig. 23 b stellt einen achtkernigen ES vor, der im Begriff steht, durch eine Ansammlung von Zellen verdrängt zu werden, die zusammen wahrscheinlich einen anderen ES ausmachen. In Fig. 24 ist ersichtlich, wie ein mikropylärer, fertiger ES von einem von der Chalaza kommenden nicht ganz fertigen zur Seite gedrängt wird. Ob in diesen beiden Fällen die verdrängten und die verdrängenden Embryosäcke sich aus zwei Schwestersporen entwickelt haben, oder ob die verdrängenden aus einer Nuzelluszelle stammen, kann ich vor-

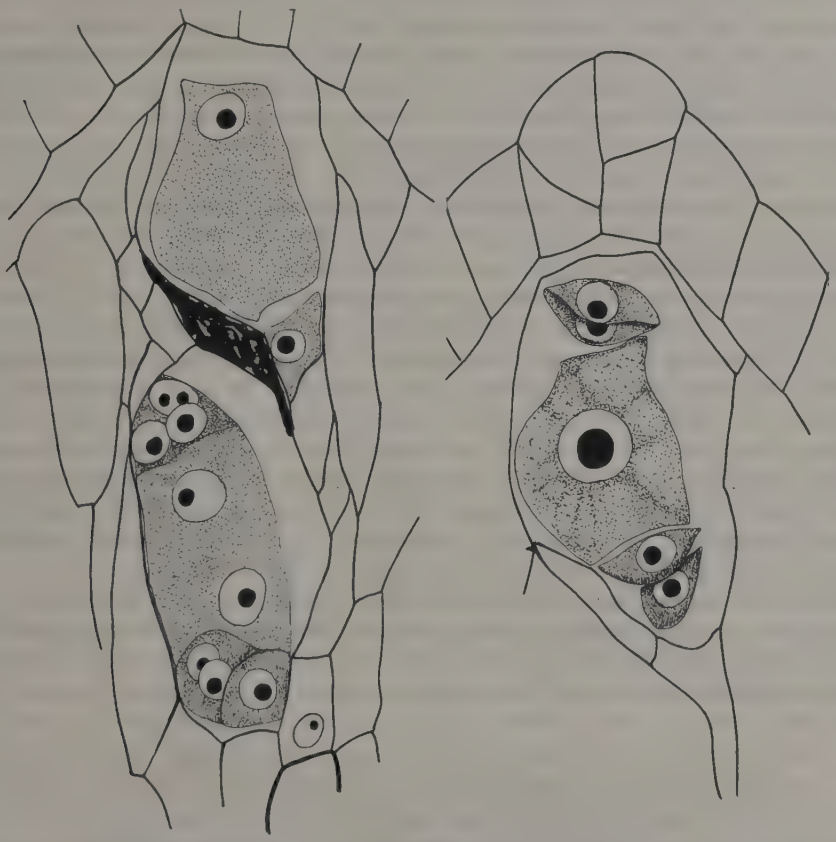


Fig. 24. *Polygonum viviparum.* Zwei sukzedane Schnitte, die zeigen, wie ein fast fertiger ES durch einen aus der Chalazaregion kommenden ES verdrängt wird. 2250 × 2/3.

läufig nicht entscheiden. Ist das erstere der Fall, so dürften sie sich aus einem solchen Stadium entwickelt haben, wie Fig. 22 b es darstellt, wo die obere Zelle der unteren in der Entwicklung voraus ist, im anderen Falle möglicherweise aus einem ähnlich dem in Fig. 22 c abgebildeten Stadium, wo, innerhalb des chalazalen Endes der Sporentetrade gelegen, einige Zellen, und vor allem eine, Tendenzen aufweisen sich zu entwickeln. Die Lage des verdrängten ES in Fig. 24 könnte möglicherweise auch darauf hindeuten, dass er solcher Herkunft ist.

Es muss vielleicht bemerkt werden, dass die Knospen, die sich zu Bul-

billen entwickelten, in keinem einzigen Falle Tendenzen zeigten, Sporangien zu bilden.

Diese Reihe von Beispielen — von *Calycanthus* bis *Polygonum viviparum* — ist meiner Meinung nach eine fortlaufende Serie gleichartiger Erscheinungen, wo die vegetative Tendenz über die florale den Sieg davonträgt — bei *Calycanthus* über den Komplex von reduktiven Faktoren innerhalb eines beschränkten Gebietes, des Archespors, in einem möglichst späten Stadium, wodurch eine verderbenbringende Reduktion im letzten Augenblick verhindert wird, bei *Polygonum viviparum* in einem so zeitlichen Stadium, dass die Zelle oder der Zellkomplex, wo der Umschlag erfolgt ist, Zelldeszendanten an sämtliche Organe des Triebes abgeben kann. Dass alle derartigen Fälle zusammengehören, geht auch daraus hervor, dass diese Pflanzen mehr oder weniger die Fähigkeit verloren haben, normal Sporen auszubilden.

Wenn nach HABERLANDTS Theorie die vegetative Zellteilungen auslösenden Nekrohormonen die Entwicklung der intraovulären Reproduktionskörper verursachen können, welche demnach aus einer Gametophyten- oder Nuzelluszelle entstanden wären, so müsste diese Theorie auch für die Entstehung der extraovulären Bulbillen Geltung besitzen.

Da die »apomiktischen» Pflanzen in vielen Beziehungen mit den Bastarden übereinstimmen, mag es mir gestattet sein, in diesem Zusammenhang an BRIEGERS obenerwähnte Darstellung zu erinnern, die das Vorkommen des chaotischen Wirrwarres von Zellen, welche BABCOCK und COLLINS (1920) in Keimpflanzen von *Crepis virens* × *tectorum* beobachtet haben, zu erklären sucht. Nach BRIEGER (1928, S. 322) sollten »die verstreuten Herde meristematischer Zellen im Grundgewebeparenchym, die die amerikanischen Forscher abbilden, den Bildungen entsprechen, die H. REICHE (1924) und BRIEGER (1925) um tote Zellen oder mit Wundreizstoff injicierte Intercellularen und Gefässe fanden . . . Ich glaube daher, dass sich in diesen mehrere Monate alten Keimlingen, die sich nicht normal weiter entwickeln können, allmählich eine Desorganisation der Gewebe einstellte, auf die die noch lebenden Zellen in der für die Wundreizstoffreaktion typischen Weise reagierten.» — BRIEGER hat ausserdem drei kritische Phasen in der Entwicklung der Bastarde angegeben:

»1. die Bildung des Vegetationspunktes im Embryo und die Differenzierung der vegetativen Organe der Pflanze,
2. die Differenzierung der verschiedenen Blütenorgane und
3. die Differenzierung des Archespors, bzw. der Haplonten, die sich aus dem Archespor entwickeln.»

Wenn man diese Verhältnisse auf die apomiktischen Pflanzen überträgt, könnte man sich demnach denken, dass bei gewissen von ihnen bei der Anlage von Blütenorganen Schwierigkeiten entstehen, Zellen degenerieren, vegetativ einwirkende Reizstoffe (»Nekrohormonen») abgesondert werden und eine rein vegetative Entwicklung ausgelöst wird.

Auch wenn es sich zeigen sollte, dass keine degenerierenden Zellen in dem Stadium, wo der Umschlag erfolgt und die vegetative Entwicklung einsetzt, zu beobachten sind, so brauchte dies nicht gegen HABERLANDTS Theorie zu sprechen, da möglicherweise die physiologische Degeneration vor der mor-

phologischen eintreten kann, weshalb die betreffenden Reizstoffe abgesondert werden können, ehe absterbende Zellen zu beobachten sind.

Da durch die Untersuchungen von HABERLANDT und anderen Forschern die Existenz von vegetativ stimulierenden Reizstoffen als erwiesen betrachtet werden kann, dürfte ihnen nicht jede Bedeutung für die apomiktischen Erscheinungen abgesprochen werden, aber ebenso wie bezüglich der primären Ursachen dieser Erscheinungen ist es auch in Hinblick auf die Ursachen für das Zunehmen der vegetativen Tendenzen innerhalb der floralen Region sicher übereilt, wenn man generalisiert. Die Entwicklungsstörungen der sporogenen Gewebe bei apomiktischen Pflanzen zeigen, dass eine Qualitätsänderung der Chromatinmasse — sei dies nun durch Mutation, durch Bastardierung oder auf andere Art — zustande gekommen ist. Aber ob eine solche Umwandlung eine Veränderung des Anlagekomplexes der vegetativen Entwicklungstendenz zu ihrer Förderung der reduktiven gegenüber mit sich bringt, oder neue intra-oder interzellular wirkende Stoffwechselprodukte oder Reizstoffe, die die vegetative Tendenz fördern, lässt sich sicherlich vorläufig nicht entscheiden. —

Es sind stark divergierende Meinungen darüber ausgesprochen worden, welche Ursachen dazu führen können, dass eine Pflanze einen Zustand erreicht, wo die florale Tendenz der vegetativen weichen muss. Vor allem betreffs der ERNST'schen Bastardtheorie sind die Ansichten auseinander gegangen. Schon HOLMGREN (1919, p. 8) zieht die Gemeingültigkeit dieser Theorie in Zweifel, denn er sagt: »Für die Cytologie gilt es vielmehr in erster Linie, die noch lange nicht geklärte Frage zu behandeln, in welcher Ausdehnung die apogamen Arten als Bastarde zu betrachten seien. Wenn es sich nämlich zeigte, und dies dürfte gegenwärtig nicht ganz ausgeschlossen sein, dass Beispiele von Apogamie ohne Verbindung mit Hybridismus vorkommen können, so müssen wir für diese Fälle eine andere Ursache als die Bastardierung suchen.»

Aus dem beschreibenden Teil dieser Arbeit dürfte hervorgehen, dass ich der Entdeckung solch markanter Störungen der Reduktionsteilung besondere Sorgfalt gewidmet habe, die darauf deuten könnten, dass *Oxyria* von Bastardnatur sei. Ausser den fakultativen, allgemeinen Lähmungssymptomen habe ich aber nichts gefunden.

Ich stimme ASCHERSON und GRAEBNER völlig bei, die *Oxyria elatior* R. Br. keinen höheren Rang als den einer Rasse zuerkennen und ausserdem dürften ein paar westchinesische »Arten» — *Oxyria Mairei* Leveillé und *Oxyria sinensis* Hemsley — kaum als selbständige Arten beibehalten werden können. *Oxyria* ist wohl also als eine gewissermassen monotypische Gattung anzusehen, aber nach ASCHERSON und GRAEBNER (1913, S. 790) ist sie »in der Grösse und damit in der Tracht, sowie in der Gestalt der Fruchtflügel und Zahl der Blütenorgane einigermassen veränderlich», was auch aus dem Aufstellen der drei genannten »Arten» hervorgeht.

Es ist also nicht ausgeschlossen, dass nach der Ausdifferenzierung des *Oxyria*-Typus ein Bastardierungsprocess stattgefunden hat und dass dieser Bastard, dank der Fähigkeit Reserven des Makroarchespors einzusetzen der Gefahr entgangen ist, ausselektiert zu werden, was möglicherweise sonst infolge verminderter Fertilität eingetreten wäre. Die Tendenz verminderter Fertilität hat, glaube ich, doch ältere Ahnen. Von den bei den Polygonaceen ausgeführten

embryologischen Untersuchungen zeigen die meisten, dass eine Degenerationstendenz vorhanden ist.

DAMMER bemerkt (1891, S. 6), dass bei den Polygonaceen »neben Dichogamie das Bestreben, Zwitterblüten durch Verkümmerung des einen Geschlechtkreises in, wenigstens biologisch, eingeschlechtliche Blüten umzuwandeln, sehr deutlich zu Tage tritt».

DUDGEONS (1918) und JARETZKYS (1927 b) Untersuchungen von *Rumex crispus* bzw. *Rumex flexuosus* und *maritimus* zeigen, wie diese Polygonaceen eine fakultative Degeneration durchmachen, welche sich nach JARETZKY (l. c. S. 318) »am besten auf Mutationen zurückführen lässt und wahrscheinlich im Zusammenhang mit dem allmählichen Übergange von zwitterigen zu monözischen Blüten steht». Später (1928 a, S. 430) erzählt er auch von Degenerationserscheinungen bei der *Polygonum*-Sektion *Pleuropterus*, die »mit der von *Rumex flexuosus* ... weitgehend übereinstimmten». Von der Degeneration bei *Rumex turcestanicus* ist früher berichtet worden.

Es ist also erwiesen, dass Degenerationen der sporogenen Gewebe sich zumindest innerhalb der zwei grossen Zweige *Rumiceae* und *Polygoneae* vorfinden, und dass sie bei den verschiedenen Typen von gleichartiger Natur sind. Da Degeneration unter den Polygoneen gerade bei der primitiven Sektion *Pleuropterus* auftritt, welche höchst wahrscheinlich mit den Rumiceen nahe verwandt ist, glaube ich, dass schon die Ahnen dieser beiden Zweige die Degenerationstendenz hatten. Wie sie entstanden ist, darüber ist es meines Erachtens zwecklos zu disputieren und ebenso darüber wie die verschiedenen Deszendanten dieser Ahnen den Folgen einer Verwirklichung dieser Tendenz entgangen sind. Wie *Oxyria* sie vermied, hat die vorliegende Untersuchung gezeigt, aber von den übrigen Typen, bei denen eine Degeneration nachgewiesen wurde, ist in dieser Hinsicht nichts bekannt. Nur für *Rumex crispus* vermutet DUDGEON (1918, S. 401) partielle »Apogamie», und für einige andere Rumiceen glaubt ROTH (1907) dasselbe erwiesen zu haben. Diese beiden Untersuchungen bedürfen einer erneuten Überprüfung.

Obschon also nachgewiesen ist, dass *Oxyria* apomeiotisch gebildete Embryosäcke und also auch diploide Eizellen ausbildet, so ist ja damit nicht gesagt, dass sie sich auch wirklich apomiktisch fortpflanzt. Dass die diploide Zahl an und für sich keine Entwicklung zu bewirken braucht, geht aus mehreren Beobachtungen hervor: Die Eizellen der von MARCHAL (1911) hergestellten diploiden Moose und der von WINKLER (1916) hergestellten tetraploiden *Solanum*-Arten waren nicht nur befruchtungsfähig, sondern auch befruchtungsbedürftig. Noch einleuchtender sind die Verhältnisse bei *Gastrodia elata*, welche Orchidee nach KUSANO nicht selten neben haploiden auch diploide ES ausbildet. Aus letzteren entstehen aber keineswegs ohne Befruchtung Samen.

Es scheint also, als ob ein Reiz nötig wäre, um die Entwicklung der Eizelle auszulösen. In den meisten Fällen ist diese Auslösung bei den apomeiotischen Pflanzen innerer Natur — autonome Apomixis — aber man kennt auch Fälle, wo ein von aussen hervorgebrachter Reiz notwendig ist — induzierte Apomixis. Ein Beispiel induzierter Parthenogenesis ist *Atamosco texana*, die diploide Embryosäcke mit einem normalen Eiapparat — nur gelegentlich sind zwei Eizellen beobachtet worden — ausbildet. PACE (1913) sah 600

Fälle, wo ein Spermakern in der Eizelle lag, ohne mit deren Kern verschmolzen zu sein, und von diesen Fällen 30, wo der Eikern sich in Teilung befand.

Isolierungsversuche, die Auskunft darüber geben können, ob *Oxyria* sich ohne weiteres apomiktisch fortpflanzt, sind zwar gemacht worden und gaben auch positive Resultate, aber da sie nicht mit hinreichenden Vorsichtsmassregeln durchgeführt werden konnten, sollen sie hier nicht diskutiert werden.

V. Die verwandtschaftlichen Beziehungen der Gattung Oxyria.

Die genetischen Beziehungen zwischen *Oxyria* und ihren nächsten Verwandten — *Rheum* und *Rumex* — sind in höchst verschiedener Weise gedeutet worden. Von LINNÉ (1753, S. 337) *Rumex digynus* benannt, erhielt *Oxyria digyna* schon 1765 von HILL ihren noch jetzt bestehenden Gattungsnamen. Dies hinderte jedoch WAHLENBERG nicht, in seiner Flora lapponica (1812) und in den verschiedenen Ausgaben der Flora suecica (1824—1833) diese Pflanze zu *Rheum* zu stellen, welcher Gattung er u. a. als Merkmale geflügelte Früchte und einen zentralen, geraden Embryo zuschrieb. Er motiviert diese Stellung der *Oxyria* in folgender Weise (1826, S. 246): »Seminum alae ratione nuclei majores quam in Rheis maximis et embryonis directio satis evincunt hanc plantam Rhei speciem esse, quamquam versus septemtrionem ultimam itaque pauperrimum, cujus ob solum alpinum tertia pars fructificationis dempta est.» Infolge der Ähnlichkeit der Embryonen (gerade oder schwach gekrümmt) hat man später *Oxyria* und *Rheum* zu einer Gruppe, *Rhabarbareae*, zusammengestellt. Von den meisten Systematikern wird auch eine nahe Verwandtschaft zwischen den beiden Gattungen angenommen, aber betreffs der Entwicklungsfolge ihrer Typen im Gange der Phylogenese wurden verschiedene Deutungen gemacht.

Die wesentlichen organographischen Merkmale, wodurch die beiden Gattungen sich von einander unterscheiden, sind:

Oxyria.	*Rheum.*
1. Von niedrigem Wuchs.	1. Von hohem Wuchs.
2. »Dimere» Blüten.	2. «Trimere» Blüten.
3. Gefranste Narben.	3. Knopfförmige Narben.
4. Die Hautkante der Früchte ist bei *Oxyria* relativ breiter als bei *Rheum*.	
5. Die Kotyledonen schmal und senkrecht gegen die Breitseite der Frucht gestellt.	5. Die Kotyledonen breit und be platten Früchten der Breitseite parallel gestellt.

Die Stellung der *Oxyria* zwischen *Rumex* und *Rheum*, die schon in den oben erwähnten wie auch in anderen (siehe ASCHERSON und GRAEBNER 1913, S. 790) Gattungsnamen zum Ausdruck kommt, hält auch DAMMER (1891, S. 23) für die richtige, indem er sagt: »Von *Rumex* ist *Oxyria* abzuleiten, welche noch die echte *Rumex*-Narbe besitzt. Sie bildet durch ihre Fruchtbildung und den dédoublierten, äusseren Staminalkreis den Übergang zu *Rheum*.» HEINTZE (1927), der im allgemeinen und in vielen Fällen auch betreffs der Polygonaceen

von den üblichen sehr abweichende Ansichten hat, ist doch der Meinung, dass der *Rheum*-Typus aus dem *Oxyria*-Typus entstanden ist. Er sagt (1927, S. 152): »*Oxyria* är monotypisk och såsom flertalet gamla växter föga varierande . . .» (»*Oxyria* ist monotypisch und wie die meisten alten Pflanzen wenig variierend»). Und weiter: »*Oxyrias* egendomliga märkestyp återfinnes i föga förändrad form hos *Rheum,* vars anpassning för entomogami är föga framträdande.» (»Den eigenartigen Narbentypus der *Oxyria* findet man in wenig abgeänderter Form bei *Rheum* wieder, dessen Einrichtung für Entomogamie wenig hervortretend ist»). Ich möchte auch HEINTZES Ansicht (1927, S. 151) anführen, dass die Ungleichheit der relativen Grösse der Fruchtflügel von einer Reduktion bei *Rheum* herrühre, welche noch weiter getrieben worden sei und zu einem fast vollständigen Verschwinden der Flügel bei der seiner Ansicht nach aus *Rheum* entstandenen Gattung *Fagopyrum* geführt habe. Als weiteren Beleg für diesen Entwicklungsgang hebt er die verschiedene Lage der Embryonen im Verhältnis zu den Breitseiten der Früchte hervor. Durch Drehung um die Längsachse des Embryos in den zweiflügeligen Früchten von *Rheum* haben die Kotyledonen, die bei *Oxyria* schmal gewesen, bei *Rheum* aber viel breiter geworden sind, besseren Raum bekommen. Ein weiterer Zuwachs der Keimblätter ist dann bei *Fagopyrum* eingetreten und zwar in so hohem Grade, dass sie sich gefaltet haben.

Eine entgegengesetzte Anschauung vertreten GROSS (1913) und JARETZKY (1925, 1927 a, 1928 a). Bei Besprechung der Evolution der Rumiceen sagt der erstere (1913, S. 32), dass »*Rheum* mit 2 Staminalkreisen dem Urtyp der Rumiceen noch am nächsten steht. Neben *Rheum* entstand nach Abort des inneren Staminalkreises und Auswachsen der inneren Tepalen *Rumex*, durch Dimerwerden und pinselförmige Ausbildung der Narben sowie Ausbildung von Flügelkanten *Oxyria*.» JARETZKY teilt Gross' Auffassung und sagt betreffs *Oxyria* (1928 a, S. 470), dass »diese Veränderungen schon recht tiefgreifend sind». Aber er stützt seine Ansicht bezüglich der Herleitung der *Oxyria* auf eine von ihm vorgenommene chemische Untersuchung der Polygonaceen. Diese Untersuchung hat ihn veranlasst, die Hypothese aufzustellen, dass der Urtypus der Polygonaceen eine rheumähnliche Oxymethylanthrachinone führende Sippe und der Mangel an diesen Stoffen eine abgeleitete Eigenschaft sei. Von *Oxyria* sagt er (1928 a, S. 470), dass »auch innere Abweichungen von der Ausgangsform auf eine weitgehende Progression schliessen lassen, wie z. B. das völlige Fehlen der Anthrachinone». Späterhin hat JARETZKY die Familie karyologisch untersucht und auf seine früheren Beobachtungen gestützt, hat er zuvor erst in einer vorläufigen Mitteilung (1927 a, S. 52) eine Hypothese über die Evolution der Chromosomenzahlen der Familie aufgestellt, nach der der Urtypus der Polygonaceen »eine elfchromosomige Rasse (*Rheum*, vgl. JARETZKY, 1925) zu sein scheint, aus der durch Chromosomenverlust die niedrigchromosomigen andersartigen Rassen entstanden. Je weiter wir uns von dem Urtyp entfernen, um so kleiner wird die Grundzahl». Nachdem JARETZKY die Stellung von *Polygonum* (n = 11 und 10), *Rumex* (n = 10 und 7—8), *Emex* (n = 10) und *Fagopyrum* (n = 8) diskutiert hat, fährt er fort: »Entschieden weiter vom Urtyp hat sich die kleinwüchsige *Oxyria elatior* (nach KIHARA) mit 7 Chromosomen entfernt». In dem ausführlichen Berichte (1928 a) über seine Unter-

suchungen hält er an dieser Theorie fest und sagt (1928 a, S. 477) zusammenfassend: »Wir können abschliessend sagen, dass die aberranten Chromosomenzahlen sich zwanglos in den von mir aufgestellten Stammbaum eingliedern lassen, und dass die Annahme eines anderen Entwicklungszentrums als den Urtyp der Gattung *Rheum* nicht nur auf Grund des Oxymethylanthrachinonvorkommens, sondern nunmehr auch auf Grund der Chromosomenzahlen wenig wahrscheinlich erscheint».

Trotzdem ich sogleich sagen will, dass meines Erachtens alles Theoretisieren über die Evolution der Chromosomenzahlen innerhalb einer Familie mit grossen Schwierigkeiten verknüpft und im allgemeinen unsicher und resultatlos ist, kann ich es in diesem Zusammenhange nicht unterlassen, diese Hypothese JARETZKYS zu erörtern. Ich tue es vor allem, weil JARETZKY in derselben die zwei Gattungen — *Oxyria* und *Rheum* — so weit auseinander stellt, *Rheum* beinahe als Urtypus der Polygonaceen, *Oxyria* als eine sehr abgeleitete Gattung.

Die Erörterung dieser Verhältnisse kann nicht geschehen, ohne auch die allgemeinen Prinzipien zu streifen, die für die Beurteilung des Systemes der Polygonaceen notwendig sind. Ich glaube dabei zeigen zu können, dass die Gründe, auf die JARETZKY seine Hypothese stützt, sehr unsicher oder sogar überhaupt nicht vorhanden sind.

Als eine notwendige Folge der Deszendenzlehre und der Ansicht über die Individualität und Kontinuität der Chromosomen geht hervor, dass ein genetischer Zusammenhang zwischen den Chromosomenzahlen vorhanden sein muss und je näher die systematischen Einheiten mit einander verwandt sind, um so weniger kompliziert dürfte dieser Zusammenhang sein. Dies ist auch in den letzten Jahren in vielen Fällen konstatiert worden, indem man gefunden hat, dass unzweifelhaft nahe verwandte Formen die gleiche Chromosomenzahl haben oder auch Chromosomenzahlen, die eine multiple Serie bilden. Oft gibt es innerhalb ein und derselben Gattung eine Zahl, die nicht in eine solche Serie hineinpasst, sondern von dem nächsten Gliede durch eine oder mehrere Einheiten abweicht, oder auch kann ein und dieselbe Gattung zwei oder mehrere Serien haben.

Die Kenntnis über den Zusammenhang innerhalb genetischer Chromosomenzahlserien, mögen sie mathematisch regelmässig sein oder nicht, ebenso wie über das Verhältnis zu anderen solchen Serien würde die Lösung phylogenetischer Probleme bedeuten. Viele Forscher haben es daher versucht, auf unzählige experimentelle Beobachtungen gestützt, mehr oder weniger plausible Hypothesen über die Umwandlung einer Chromosomenzahl in eine andere aufzustellen, und in jüngster Zeit sind Untersuchungen gemacht worden, bei denen die gefundenen Zahlenverhältnisse im Dienste der Phylogenese verwendet worden sind.

Diese Hypothesen bezwecken zweierlei:

1. die Entstehung der regelmässigen Serien, also die Enstehung euploider Chromosomenzahlen,

2. die Entstehung aneuploider Chromosomenzahlen, d. h. solcher, die in eine derartige Serie nicht hineinpassen, zu erklären.

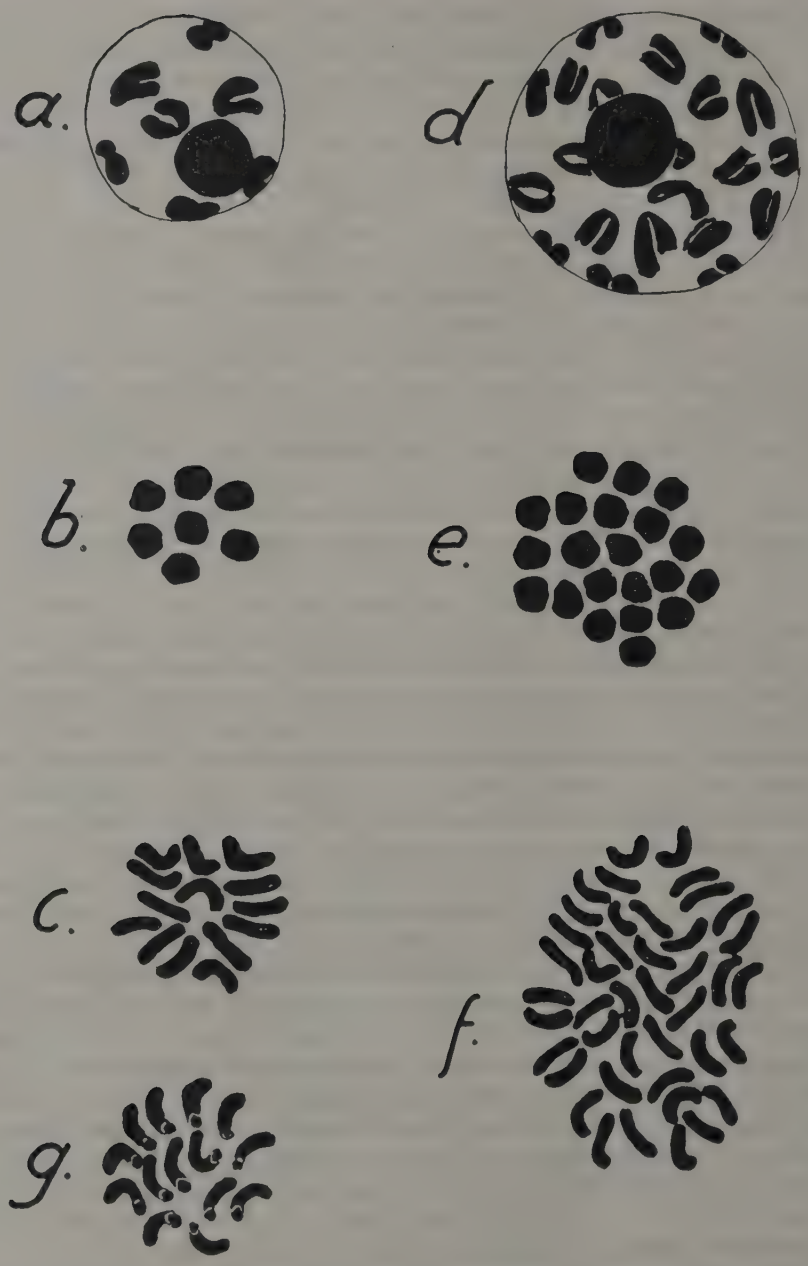


Fig. 25. a, b und c *Oxyria digyna*, d, e und f *Oxyria elatior* »*trivalens*», g *Oxyria elatior*. a und d Diakinesekerne der PMZ, b und e heterotyp. Metaphaseplatten der PMZ, c somatische Metaphaseplatte einer Nuzelluszelle, f und g somatische Metaphaseplatten aus Wurzeln. 4150×1.

1. Obgleich man Fälle kennt, wo durch haploide Parthenogenesis Deszendanten mit der haploiden Chromosomenzahl entstanden sind, ist man der Ansicht, dass die Änderung der Chromosomenzahl am häufigsten zur Ver-

doppelung oder Vervielfaltung eines ursprünglichen Chromosomensatzes führt, entweder durch ausgebliebene Kernteilung (Non-Division) bei der Längsfurchung der Chromosomen (sei es in der Zygote oder in anderen somatischen Zellen) oder auch durch ausgebliebene Reduktionsteilung und Verschmelzung von in dieser Weise gebildeten diploiden Gameten, in welchen Fällen Triploidie und Tetraploidie eintreten kann.

Zur Erklärung des Multiplizierens der Chromosomenzahlen hat WINGE, 1917, seine Hypothese über indirekte Chromosomenbindung bei durch Hybridisierung verursachter Pathozygotie aufgestellt.

Oxyria elatior R. Br. wurde bei dieser Untersuchung mitgenommen, weil ihre Organographie mich vermuten liess, dass sie vielleicht eine polyploide Form der *Oxyria digyna* wäre. Meine Annahme bestätigte sich insofern, als ich fand, dass mein Material einer hexaploiden Form entstammte. Die Diakinese der PMZ zeigt 21 Gemini, und ihre von dem Pole aus gesehene heterotypische Metaphaseplatte (Fig. 25 c) 21 Chromosomen, wobei während der ersten Teilung der EMZ (Fig. 9 c) die von der Seite aus gesehene Metaphaseplatte auf eine ähnliche Chromosomenzahl deutete.

Als ich bei JARETZKY (1927 a, S. 53) fand, dass KIHARA bei *Oxyria elatior* $n = 7$ gezählt habe, sah ich mich nach anderweitigem Material um. Durch die Vermittlung des Bergianischen Gartens gelang es mir, auch aus den botanischen Gärten in Berlin-Dahlem und Bremen Samen von *Oxyria elatior* zu bekommen. Die aus diesen Samen durch Keimung erhaltenen Wurzelspitzen hatten $2n = 14$ (Fig. 25 g), während Wurzelspitzen aus Samen von Uppsala $2n = 42$ (Fig. 25 f) zeigten. Die Chromosomen waren bei allen diesen Wurzelspitzen ungefähr gleich gross.

Ich habe indessen nirgends eine Bestätigung der Angabe JARETZKYS finden können, dass KIHARA die Chromosomen bei *Oxyria elatior* gezählt habe, wohl aber dass er zusammen mit ONO (1926, S. 477) *Oxyria digyna* untersuchte und dass sie $n = 7$ gefunden haben. Wahrscheinlich bezieht sich die Angabe JARETZKYS auf diese Untersuchung. KIHARA und ONO berichten, dass ihr Material von *Oxyria digyna* aus Berlin-Dahlem stammte, eben von dort also, von wo ich einen Teil meiner 7-chromosomigen »*elatior*-Früchte» erhalten habe. Die Früchte dieses Materiales waren von derselben Länge, 3—4 mm, die bei *Oxyria digyna* gewöhnlich ist, während die Früchte von echter *Oxyria elatior* etwa 5 mm lang sind. Es liegt vielleicht eine Verwechslung vor, aber eigentümlicherweise waren auch die Früchte aus Bremen etwa 3,5 mm lang. Jetzt berichtet ONO (1928), dass er auch *Oxyria elatior* untersucht und $n = 7$ gefunden hat. Diese Chromosomen scheinen, seiner Abb. nach zu urteilen, bedeutend grösser zu sein als diejenigen, die er und KIHARA bei *Oxyria digyna* gefunden haben.

Später hat JARETZKY auch *Oxyria elatior* untersucht (1928 a), deren Früchte etwa 5 mm lang waren. Darüber berichtet er (1928 a, S. 406): »Ich hatte sowohl *O. digyna* als auch *O. elatior* in Kultur und zwar dicht nebeneinander stehend auf gleichem Boden. *O. elatior* war durch seine bedeutend höhere und kräftigere Wuchsform deutlich von *Oxyria digyna* zu unterscheiden. Auch in der Fruchtgrösse trat eine Verschiedenheit scharf hervor; denn die Messungen ergaben für *O. digyna* 3—4 mm, für *O. elatior* ca. 5 mm Länge. Ungleiche

Kulturbedingungen können diesen Unterschied nicht bedingt haben, wir müssen für ihn einen unterschiedlichen Genotyp annehmen. Ich vermutete in *O. elatior* eine Gigas-Form mit der doppelten Chromosomenzahl. Überrascht war ich, auch hier die haploide Zahl 7 vorzufinden.»

Mehrere Beispiele aus der Literatur zeigen, dass Beziehungen zwischen Kerngrösse und Individuumwachstum bestehen und zwar nach den Analogien $\frac{Ch_I}{Ch_{II}} = \frac{K_I}{K_{II}} = \frac{Z_I}{Z_{II}} = \frac{W_I}{W_{II}}$, wobei *Ch* Chromatinmenge, *K* Kerngrösse, *Z* Zellgrösse und *W* Wachstum bei zwei verschiedenen euploiden Rassen — I und II — bedeuten. In diesen Fällen muss jedoch eine gleichartige Intensität der Zellteilungen vorhanden sein. Indessen zeigen auch mehrere Beispiele aus der Literatur, dass ein solcher Zusammenhang nicht vorliegen braucht. In derartigen Fällen müssen die Zellteilungsintensitäten d. h. die Anzahl der Zellen in korrespondierenden Organteilen verschieden sein. Da diese Unterschiede besonders leicht durch die Anzahl der Pollenmutterkerne beurteilt werden können, zieht JARETZKY den Schluss, »wir werden demnach auch fordern müssen, dass Pflanzen mit gleichen Chromosomensätzen, gleichen Kern- und Zellgrössen sich dann in ihrer Wuchshöhe und der Ausbildung sämtlicher Organe hinsichtlich der Grösse unterscheiden, wenn sie eine verschiedene Anzahl von Pollenmutterzellen in den Antherenfächern beherbergen». Dies glaubt er auch bei einigen Polygonaceen gefunden zu haben. Er sagt, dass bei *Polygonum convolvulus* und *dumetorum*, die als haploide Zahl je 10 ungefähr gleich grosse Chromosomen haben, die Länge der Früchte 4,7—5 bzw 2,7—2,9, die Anzahl der PMZ ca. 150 bzw 8 war.

Da die Früchte der beiden *Oxyria*-Typen JARETZKYS so ungleich lang waren (3—4 bzw. 5 mm), trotzdem ihre Chromosomen an Zahl (und Grösse?) übereinstimmten und da die Verschiedenheiten zwischen den beiden Rassen nur darin bestanden, dass die Organteile quantitativ nicht qualitativ ungleich waren, was zur Vermutung einer Gigas-Form führte, so wäre es wünschenswert gewesen, wenn JARETZKY — wenigstens schätzungsweise — die relativen Zahlen der PMZ der *Oxyrien* angegeben hätte.

Mein Uppsala-Material hat sich als eine echte euploide — trivalente — Rasse erwiesen. Die Früchte waren auch dreimal so gross wie die der *Oxyria digyna*, wenn man den Durchschnittswert ihrer Länge gleich 5 mm und den der *Oxyria digyna* gleich 3,5 mm setzt und wenn, wie es der Fall zu sein scheint, ihre Form mit der der *Oxyria digyna* gleichartig ist. In voller Übereinstimmung mit ihrer trivalenten Natur steht, ausser der Chromosomenzahl und der Grösse der Früchte, auch die Kerngrösse. Die Grösse der Diakinesekerne ist etwa 465 μ^3. Die entsprechende Grösse bei *Oxyria digyna* ist 165 μ^3. Die für die beiden Oxyrien meiner Untersuchung gefundenen Zahlenverhältnisse befriedigen sehr gut die obenerwähnten Analogien: $\frac{21}{7} = \frac{465\ \mu^3}{165\ \mu^3} = \frac{125 \cdot F}{42{,}8 \cdot F}$, wobei *F* der Formfaktor der Früchte ist. Wie zu erwarten war fand ich, dass die Pollenfächer der beiden *Oxyrien* etwa dieselbe Anzahl PMZ enthielten.

Diese hexaploide Uppsalaform dürfte vielleicht in derselben Weise entstanden sein, wie BLACKBURN und HARRISON es (1924, S. 569) für eine hexaploide *Rosa*-Art fanden. Sie pollinierten *Rosa pimpinellifolia* ($n = 14$ in der

Eizelle) mit Pollen von *Rosa tomentosa* ($n = 7$ in den Spermakernen) und erhielten infolge der in der Zygote eingetretenen Non-Division die Hybride *Rosa Wilsonii* mit $2n = 42$ anstatt einer Hybride mit $2n = 21$. Eizellen mit 14 Chromosomen können ja bei *Oxyria elatior* aus tetraploiden Individuen entstanden sein, aber das wahrscheinlichste ist doch, dass es die diploide Eizelle eines »aposporen» ES ist, die mit einem 7-chromosomigen Spermakern kopuliert hat, wonach die Entwicklung vielleicht wie bei den angeführten Beispielen erfolgt ist.

Ausgeschlossen ist jedoch nicht, dass die 14-chromosomigen Eizellen aus einer tetraploiden Rasse entstanden sind. In diesem Zusammenhang ist von Interesse, dass ONO und SHIMOTOMAI (1928, S. 269) triploide und tetraploide zweigeschlechtliche Rassen von *Rumex acetosa* mit $2n = 22 = (18a + 2x + 2y)$ bzw. $(2n = 29 = 24a + 3x + 2y)$, gefunden haben, sowie dass ONO in einer kürzlich erschienenen Abhandlung (1928, S. 532) von einer weiblichen *Rumex acetosa* mit $2n = 21 = 18a + 3x = ♀ (12a + 2x) \times ♂ (6a + x)$ erzählt, welche demnach durch Kopulation zwischen einem haploiden weiblich betonten Spermakern und einer diploiden Eizelle entstanden sein sollte. Die weibliche Pflanze von *Rumex acetosa* hat $n = 12a + 2x$ (KIHARA und ONO 1923, 1925). Wie er sich die Entstehung dieser diploiden Eizelle denkt, gibt er nicht an; dagegen beschreibt und zeigt er mikrophotographisch, wie in Pollenfächern von *Rumex acetosa* $(2n = 12a + x + 2y)$ nebst PMZ, die sich normal entwickeln, d. h. die eine Reduktionsteilung durchmachen, sich auch PMZ vorfinden, die eine Äquationsteilung erfahren. »These 15 chromosomes», sagt er, »are split normaly in the anaphase. The formation of these diploid chromosomal gamates may be related to the origin of the triploid and tetraploid plants often found in the fields.» Sollte möglicherweise eine ähnliche Äquationsteilung auch in EMZ vor sich gehen können und ROTHS Behauptung einer bei *Rumex* vorhandenen »Apogamie» berechtigt sein? KIHARA beschreibt jedoch die Entwicklung der EMZ, welche normal verläuft, ungefähr auf dieselbe Weise, wie sie DUDGEON (1918) für *Rumex crispus* beschrieben hat.

Viele Forscher gehen so weit zu meinen, dass nur durch Hybridisierung (d. h. Summierung genetisch ungleicher Chromosomengarnituren, Genomen) Individuen mit so hervortretenden Merkmalen entstehen können, dass von neuen Species die Rede sein kann, während eine Wiederholung von gleichen Genomen (d. h. Autoploidie im Gegensatz zu Alloploidie) höchstens zur Rassenbildung führe. Möglich, ja sogar höchst wahrscheinlich ist, dass der heterozygotische Zustand öfter als der homozygotische die Ursache der Unterdrückung der Meiosis (und hiermit der Bildung diploider Gameten) oder die Ursache der Non-Division (und dadurch der Entstehung tetraploider Pflanzen) ist; es ist aber wahrscheinlich, dass die Verschiedenheit des systematischen Wertes zwischen isogenomatisch und anisogenomatisch entstandenen, tetraploiden Rassen nur temporaler Natur ist. Bei diesen ist eine Menge von Genpaaren (der diploiden Gameten) schon von Anfang an durch eingetretene Genmutationen heterogen, und dadurch kommt eine erhebliche Neukombination zu neuen Typen sofort zustande; bei jenen entstehen die Genmutationen erst nach und nach, bis die ursprüngliche Rasse (vielleicht nur mit Gigasaussehen) allmählich in eine neue Spezies umgewandelt ist.

Die Überfülle von gleichwertigen Genen (und zwar in verschiedenen Chromosomen) bei sowohl iso- als anisogenomatisch neuentstandenen, tetraploiden Rassen lässt erwarten, dass bei ihnen »ein Experimentieren» zum Entstehen von neuen Rassen viel häufiger und vielleicht auch leichter durchgeführt wird

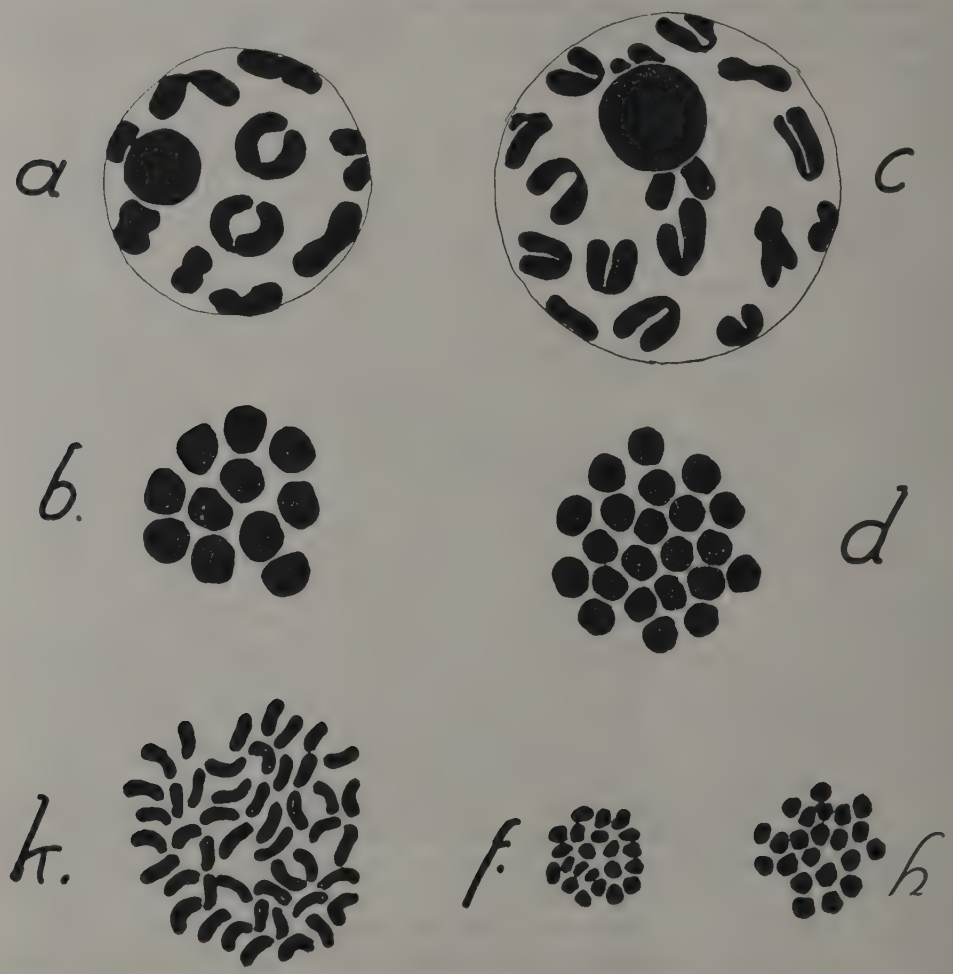


Fig. 26. a und b *Rheum collinianum*, c und d *Rheum Wittrockii*, f *Rheum Franzenbachii*, h *Rheum Webbianum*, k *Antigonon leptopus*. a, c Diakinesekerne der PMZ, b, d, h heterotyp. Metaphaseplatten der PMZ, f späte heterot. Anaphase der PMZ, k Metaphaseplatte einer Periblemzelle der Wurzel. a, b, c, d, k = 4140 × 1, f, h = 1900 × 1.

als bei den diploiden Stammformen, vor allem ehe die zusammengeführten Chromosomensätze zu einer einzigen solchen übergegangen sind. GATES (1916), hat die Aufmerksamkeit auf eine Anzahl »pairs of species» gelenkt, von denen die tetraploide Form eine stärkere Variationsfähigkeit hat, als die diploide, und HEITZ (1927) wies kürzlich darauf hin, dass nicht immer die grösste Zahl der Arten die Grundzahl besitzt, sondern dass sich die maximale Artanzahl bei einer polyploiden Chromosomenzahl vorfinden kann. Dies scheint gerade

bei *Rheum* der Fall zu sein. Ich fand von dieser Gattung sechs Species (*Rh. Franzenbachii, rhaponticum, ribes, sanguineum, Webbianum* und *Wittrockii*), die tetraploid, ($n = 22$), sind, während ich nur bei zwei (*Rh. collinianum* und *officinale*) $n = 11$ zählte (Fig. 26). Früher hat JARETZKY (1928 a, S. 371—377) bei *Rheum officinale, Rh. palmatum, Rh. Emodi* und *Rh. spiciforme* $n = 11$ und bei *Rheum undulatum, rhaponticum* und *crassinervum* $n = 22$ gefunden. Alle diese Rheumarten gehören des Speziesgruppe *Monticolae* an.

2. Auch die Veränderung der Chromosomenzahlen durch eine oder einige Einheiten lassen sich in verschiedener Weise entstanden denken. BRIDGES fand, dass sowohl bei typischer als allotypischer Kernteilung ein ganzes, zweiteiliges Chromosom oder ein ganzer Geminus zu dem einen Pol gehen konnte, Non-Disjunktion, wodurch Tochterkerne mit ungleicher Chromosomenzahl — $2n + 1$ und $2n - 1$ bzw. $n + 1$ und $n - 1$ — entstanden. Ähnliche Unregelmässigkeiten bei der Zellteilung sind später auch von vielen anderen Forschern wahrgenommen worden.

Abweichende Zahlen können auch durch Chromosomenteilung entstehen — Redublikation und Fragmentation — oder auch durch Chromosomenverschmelzung — Assoziation.

Einen nicht unbeträchtlichen Anteil in der Entstehung von aneuploiden Chromosomenzahlen hat auch die Bastardierung und zwar dadurch, dass Bastarde hervorgebracht werden, deren Chromosomenzahlen zwischen denjenigen der Eltern liegen.

Das Pendeln der Chromosomenzahlen zwischen höheren und niedrigeren Numerären scheint mir eine wenigstens allmählich durchgeführte Veränderung der Chromosomengrösse zu fordern. Und zwar dürfte die absolute Grösse der in einer Garnitur befindlichen Chromosomen verändert werden können, je nachdem der Kern, sei er durch phylogenetische oder zufällige Faktoren umgestimmt, Chromatin zu bilden vermag.

Wie oben erwähnt, habe ich bei *Oxyria* die Zahlen 7 und 21, bei *Rheum* 11 und 22 gefunden. Bei *Oxyria* sind die verschiedenzahligen Garnituren mit ziemlich gleich grossen Chromosomen ausgestattet (Fig. 25). Dies ist indessen nicht bei *Rheum* der Fall. Wie aus den Abbildungen (Fig. 26) hervorgeht, sind die niedrigzahligen Sätze mit bedeutend grösseren Chromosomen ausgerüstet, als die höherzahligen. Die Untersuchungen JARETZKYS haben noch weitere Nuancen der Chromosomengrösse bei *Rheum* gezeigt. Die 11 Chromosomen bei *Rheum spiciforme* Royle und die 22 Chromosomen bei *Rheum crassinervum* Fischer sind augenscheinlich etwas kleiner als bei den obenerwähnten 22-chromosomigen *Rheum*-Arten (z. B. *Rh. undulatum*), also erheblich kleiner als die 11 Chromosomen bei *Rheum palmatum*. Den ansehnlichen Grössenunterschied zwischen den Chromosomen bei *Rheum spiciforme* und denen bei *Rheum palmatum* erklärt JARETZKY durch paarweise Verschmelzung der 22 Chromosomen einer Rasse vom *Rheum crassinervum*-Typus, die dem *Rheum spiciforme* gegenüber als eine Gigas-Form anzusehen ist. Als Belege für diese Ansicht führt er die Gleichheit der Kern- und Zellgrösse bei *Rheum palmatum* und *crassinervum* an. Er gibt jedoch keine Zahlen für die Grösse der Kerne an. Aus den Figuren (1928 a, S. 373) erhält man indes den Eindruck, dass der Kern des *Rheum crassinervum* von etwa derselben Grösse ist wie der des

Rheum rhaponticum. An anderer Stelle (S. 375) vergleicht JARETZKY Chromosomen- und Kerngrösse der beiden Arten *Rheum rhaponticum* und *undulatum* mit einander und bemerkt, dass sie dieselben Grössenverhältnisse zeigen. Hieraus wäre zu schliessen, dass auch *Rheum undulatum* und *Rh. palmatum* ungefähr dieselbe Kerngrösse hätten. In einer früheren Mitteilung (1927 a) über diese karyologischen Verhältnisse hat JARETZKY diese Kerne als sehr verschieden gross angegeben. Für *Rheum palmatum* gibt er 407,51 μ^3, für *Rheum undulatum* 812,68 μ^3 an. Diese doppelte Grösse betrachtet er (S. 50) als eine Bestätigung dafür, dass »bei *Rheum undulatum* die Diploidie nicht durch Chromosomenspaltung sondern durch Verdoppelung erreicht wurde». Es wäre gut gewesen, wenn JARETZKY, der ja in der vorläufigen Mitteilung so genaue Werte der Grösse der *Rheum*-Kerne verzeichnet hat, auch die Grösse der Kerne bei *Rheum spiciforme* und *Rheum crassinervum* angegeben hätte.

JARETZKYS Beobachtungen bei *Bunias* (1927 c, S. 21), wo die Zellen in der Wurzelspitze 42 Chromosomen haben, die heterotypische Metaphaseplatte dagegen nur 7 aus grossen Chromosomen bestehende Gemini aufweist, führten ihn zu seiner Ansicht über die Zusammenschmelzung der Chromosomen, die eine 2, 3, etc. Mal geringere Chromosomenzahl herbeiführe. Es ist möglich, dass eine solche Abnahme der Chromosomenzahl stattfinden kann, aber ich glaube nicht, dass man das auf diesem Wege beweisen kann, wie JARETZKY es für *Rheum* getan hat.

BOVERIS Regel von dem konstanten Verhältnis zwischen Chromosomenzahl und Kerngrösse gilt in seiner strengen Gesetzmässigkeit sicher nur für euploide Formen von ein und derselben Rasse. Je mehr die Rassen sich durch Mutationen von einander entfernen, desto grösser werden die Möglichkeiten, dass dieses Verhältnis sich ändert. Die Chromatinmenge kann sowohl durch die Umwandlung der einzelnen Chromosomen als auch durch Veränderung der Anzahl innerhalb der Chromosomengarnitur verändert werden. Aber dass auch zwischen Chromatinmenge und Kerngrösse kein bestimmtes Verhältnis vorhanden sein muss, geht aus TAHARAS Untersuchungen von *Chrysantemum*-Arten (1921) hervor. Er fand, dass die Diakinesekerne bei sowohl *Chrysanthemum japonicum* als auch *nipponicum*, beide mit $n=9$, den Durchmesser 9,6 μ hatten, obwohl die Chromosomen des ersteren kleiner waren als die des letzteren. Dieselbe Beobachtung machte TISCHLER (1918) bei der *pseudodonax*-Rasse von *Phragmites communis*. »Hier ist» sagt TISCHLER, »durchweg eine nicht unbeträchtliche Chromosomen-Vergrösserung zu konstatieren. . . . Dabei war . . . keine wesentliche Vergrösserung der Ruhekerne oder der Zellen eingetreten.» Beide Formen haben 18 Chromosomen.

Ein schönes Beispiel für eine ganze Serie von Kerngrössen bei Pflanzen mit der gleichen Chromosomenzahl (8) führt RISSE (1928, S. 278) im Zusammenhang mit einer zytologischen Untersuchung der Familie Dipsacaceæ an, wobei die Kerne von *Succisella inflexa* als Einheit verwendet werden: 1—1,1—1,4—1,5—1,6—1,7—2—2,2—2,3—2,6—3—3,7—3,8—4,2—4,9. Obwohl die Kerne innerhalb der verschiedenen Verwandtschaftsgruppen ungefähr dieselbe Grössenordnung haben, ist aus dieser Serie doch zu ersehen, dass es auch Übergänge gibt. Bei diesen Dipsacaceen gibt es Fälle, die durchwegs den 11-chromosomigen *Rheum spiciforme* und *palmatum* entsprechen. Aber da man bei den

Dipsacaceen noch keine tetraploiden Formen angetroffen hat, geht daraus hervor, dass die Vergrösserung der Masse jedes Chromosomes kaum durch Multiplizierung der Chromosonenzahl (von einem Zuwachs des Kernvolumens begleitet) und nachherige Chromosomenverschmelzung geschehen sein kann. Deshalb glaube ich, dass auch bei *Rheum*, trotz des Vorkommens von tetraploiden Arten, nicht der geringste Grund für die Annahme vorliegt, dass der Zuwachs der Chromosomengrösse bei der *palmatum*-Gruppe in der Weise erfolgt ist, wie JARETZKY glaublich zu machen versucht. Diese graduelle Umwandlung der Chromatinmasse während des Fortschreitens der Phylogenese, sowie ihre Abhängigkeit von zufälligen Verhältnissen machen die zwei Konstanten in v. WETTSTEINS (1924) Formel $n : 2n = 1 : 2Ks$ aus, die sich zwar auf eine gewisse Ähnlichkeit zwischen dem Verhältnis der Chromatinmenge und der Zellengrösse untereinander bezieht, aber wo K die charakteristische Sippeneigenschaft angibt und s »die Reaktionskonstante auf die variierende Aussenbedingung» ist.

Ich habe auch gefunden, dass die Diakinesenkerne meiner 22-chromosomigen *Rheum*-Rassen etwa die doppelten Volumen der 11-chromosomigen besassen (Fig. 20 a, c). Dagegen waren die Chromosomen der 22-chromosomigen Spezies durchgehend kleiner als die der 11-chromosomigen (Fig. 20 b, d). Sicherlich nur ein Zufall, aber vielleicht bemerkenswert ist, dass jene Chromosomen ungefähr die ähnliche Grösse wie die der *Oxyria digyna* haben (Fig. 19 b).

Die Chromosomen- und Kerngrösse bei den beiden Arten *Oxyria* zeigt, dass sie sich wie echte euploide Rassen verhalten, wo bei *Oxyria elatior* ein Zuwachs des Chromatinmateriales durch Multiplikation der Chromosomengarnitur erfolgt ist. Eigentümlich ist die Chromosomen- und Zellengrösse bei der *Oxyria elatior*, die ONO untersucht und abgebildet hat (1928, S. 531). Wenn man sein Bild mit dem vergleicht, das er früher zusammen mit KIHARA (1926, S. 479) für *Oxyria digyna* veröffentlicht hat, so findet man, dass sowohl die Zellen als auch die Chromosomen bei *Oxyria elatior* ungefähr 10 mal so gross sind wie bei *Oxyria digyna*. ONO teilt in dem Resumée weder irgendwelche Angaben über das Aussehen des Untersuchungsmateriales, noch über die Untersuchungsmethode mit. Es ist jedoch unverkennbar, dass sich die Chromatinmasse bei dieser *Oxyria elatior* durch die Vergrösserung der einzelnen Chromosomen vermehrt habe.

Dass die Chromatinmasse und im Zusammenhang damit die Kerngrösse in der Systematik verwendbare Faktoren sind, wurde oft betont. BLEIER hat beobachtet (1926, S. 633), dass bei den von ihm untersuchten *Trifolium*-Arten der Zuwachs des Zellkernes mit der Vermehrung der Chromatinmasse Hand in Hand geht und dass ein gewisses Verhältnis zwischen dem Kernvolumen und dem Habitus der Pflanze besteht. Bei *Veronica* scheint nach HUBER (1927, S. 379) »die Kernplasmarelation in engsten Verwandtschaftsgruppen auch für verschiedene Arten Gültigkeit zu haben». Ob eine solche Gesetzmässigkeit bei *Rheum* vorhanden ist, muss eine weitere Untersuchung der Kernvolumina erweisen. Bis jetzt sind nur Repräsentanten der Gruppe *Monticolae* (MAXIMOWICZ) untersucht worden, aber schon jetzt kann man wenigstens eine gewisse Relation zwischen Chromatinmasse und Habitus vermuten, indem die

gross- und 11-chromosomigen Arten zu der Gruppe von *Monticolae* gehören, die mehr oder weniger geteilte Blätter haben.

Setzt man eine relative Starre, d. h. eine nur langsam fortschreitende Umformung der relativen Grösse der Chromosomenteile voraus, so sollte eine Garnitur von im ungefähr gleich grossen Chromosomen nach einer Non-Disjunktion noch immer aus gleich grossen, aber nach Kopulation aus Chromosomen von ungleicher Grösse bestehen.

Da die Chromosomen bei *Oxyria* ungefähr gleich gross sind, könnte ein Prozess, der einer wiederholten oder anderswie geschehenden, jedenfalls zum Verlust von 4 Chromosomen führenden Non-Disjunktion am ehesten entsprechen würde, in diesem Falle die Ursache der Verminderung gewesen sein. JARETZKY vermutet auch, dass die Umwandlung bei *Rumiceae* durch den »Verlust» von 1—4 Chromosomen aus einer elfchromosomigen Garnitur erfolgt ist.

Das Wegfallen eines Chromosoms dürfte aber, meiner Meinung nach, eine die fortgesetzte Entwicklung in hohem Grade hemmende Amputation sein, wenn nicht ein glücklicher Zufall in dieses Chromosom nur solche Gene verlegt hat, die zur Not entbehrlich sind oder die in einer oder mehreren anderen Chromosomen doubliert auftreten. Eine Frage von fundamentaler Bedeutung ist die, wie eine diploide Spezies den Verlust eines homologen Chromosomenpaares ertragen kann und wie weit diese Verminderung der Anzahl in der Chromosomengarnitur gehen kann. (Betreffs der Halbierung der diploiden Garnitur bei Entstehung haploider Mutanten muss hervorgehoben werden, dass dies eine gleichförmige Verminderung der Intensität jedes Genes, dagegen nicht das vollständige Entfernen eines einzigen Genes bedeutet.)

Was die Möglichkeit betrifft, den Chromosomenverlust zu ertragen, so hängt diese von folgenden drei Fällen der Zusammensetzung der Chromosomengarnitur ab:

1. Eine wenn auch weniger wahrscheinliche Möglichkeit ist, dass jedes Chromosom die für die Existenz des Typus erforderlichen Erbanlagen zur Ausbildung erforderlicher Elementarorganismen und ihrer Teile enthält. In diesem Falle würde ein mendelnder Faktor, dessen Lage in einem gewissen Chromosome ja bestimmt werden könnte, eine solche Erbanlage (von mehreren) sein, aber mit der speziellen Aufgabe, allein oder in Verbindung mit anderen (die sich auf denselben Elementarorganismus beziehen, aber in den anderen Chromosomen gelegen sind (komplementäre und polymäre Faktoren?)) den betreffenden Elementarorganismus auf eine spezielle Weise auszugestalten.

2. Alle Chromosomen sind für die Existenz des Typus notwendig. Der Verlust eines einzigen Chromosomes verursacht eine solche Störung in der Kombination, dass die Entwicklung überhaupt nicht möglich wäre.

3. Die Existenz des Typus wird nicht durch den Verlust eines Chromosomes riskiert, in welchem sich nur solche Gene, die entbehrlich wären, befinden oder die in einem oder mehreren anderen Chromosomen in Reserve liegen. Der Verlust muss aber eine Neu-Kombination der Erbanlagen herbeiführen, durch die ein Subtypus, eine Chromosomenmutation, entsteht. Bei wiederholtem Chromosomenverlust muss jedoch — wenn nicht eine nach der jetzigen Auffassung über die Chromosomenumwandlung unerklärliche Überführung erforderlicher Erbanlagen von einem Chromosome zu einem anderen möglich

ist — früher oder später das Stadium eintreten, in dem alle noch vorhandenen Chromosomen für eine weitere Entwicklung notwendig sind. Dann ist der Zustand 2 eingetreten.

Wenn man annimmt, dass es einmal den Urtypus einer Verwandtschaftsgruppe gegeben hat (oder dass es einen solchen noch gibt), der die Grenze des Zustandes 2 erreicht hat, so würden von seinen Deszendanten nur diejenigen einen durch Non-Disjunktion verursachten Verlust eines oder mehrerer Chromosomenpaare ertragen können, die dem Urtypus gegenüber entsprechenderweise hyperploid wären. Dies wäre in erster Linie tetraploiden Deszendanten möglich, die ja die diploide Garnitur zweimal haben. Möglich ist, dass das Reduzieren der Chromosomenzahl eines solchen tetraploiden Chromosomensatzes nicht bis zur Wiederherstellung der primären Grundzahl fortsetzen kann, wenn nämlich bei der Umwandlung der Gene das eine oder andere Chromosom unentbehrlich geworden ist. In diesem Falle würde man eine sekundäre oder, vielleicht besser gesagt, neue primäre Grundzahl innerhalb der Verwandtschaftsgruppe erhalten.

Nach dieser schematischen Übersicht über Chromosomenzahlumwandlungen kann JARETZKYS Hypothese vielleicht plausibel sein, wenn sein elfchromosomiger Urtypus in hohem Grade hyperploid ist.

Doch wenn die beiden Gattungen, *Oxyria* und *Rheum*, nur mit Hinblick auf die Zahlen der Chromosomengarnituren verglichen werden, so gibt es als noch eine Antwort auf die Frage, wie die niedrigere Zahl bei *Oxyria* aus der höheren bei *Rheum* entstanden sei, die Möglichkeit, dass Chromosomenassoziation und nachherige Nivellierung der Grösse der einzelnen Chromosomen stattgefunden hat.

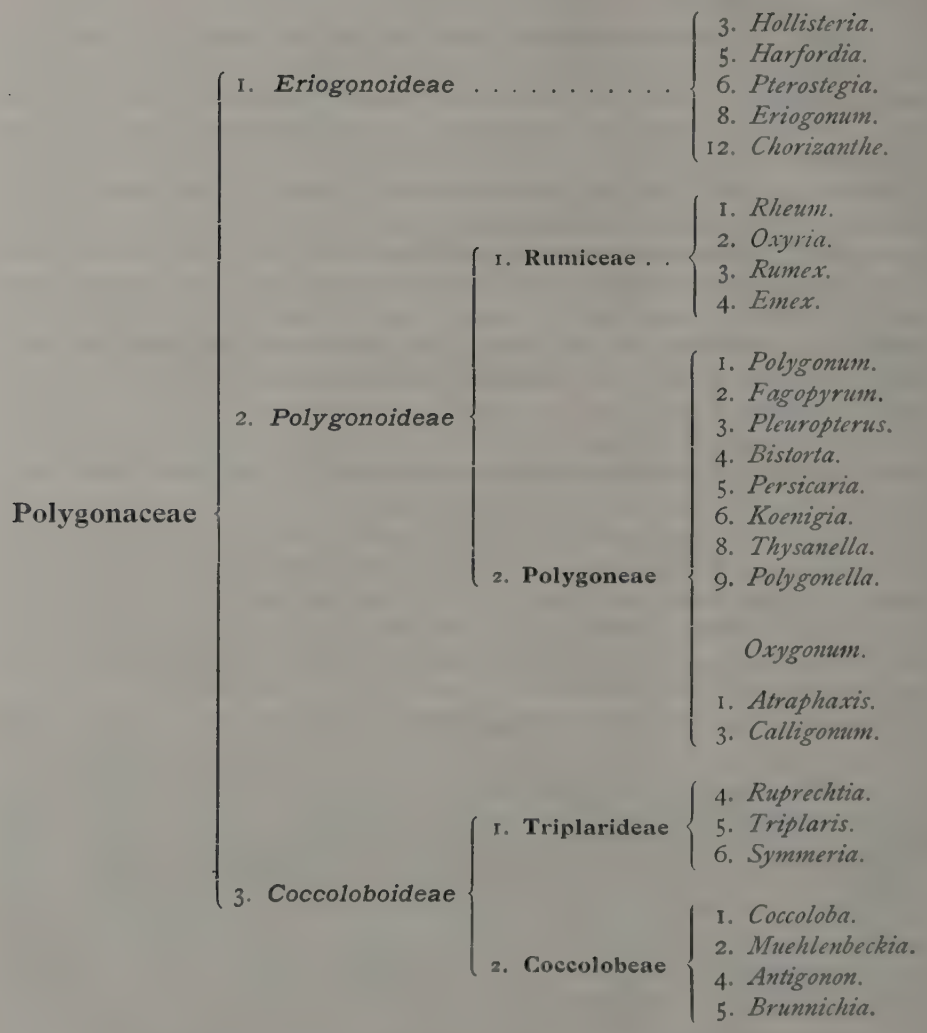
In den Fällen, wo die Verwandtschaft offenbar und der Entwicklungsgang ziemlich sicher ist, dürfte es möglich sein, die Entwicklung der einen Chromosomenzahl aus der anderen annäherungsweise zu erkennen, obgleich die Schwierigkeiten hierbei proportionell mit der Anzahl Einheiten steigen, die die beiden aneuploiden Chromosomenzahlen — die Anfangszahl und Schlusszahl — von einander trennt. Bei einer Familie, in der viele Grundzahlen vorkommen und wo ihre jetzt lebenden Gattungen gar keine lineare Entwicklung bilden, sondern — was ja ganz natürlich ist — hauptsächlich stark divergierende Zweige des Familienastes ausmachen, dürfte ganz sicher jeder Versuch zur Erklärung der Evolution ihrer Grundzahlen höchst zweifelhaft ausfallen.

Da nun demungeachtet JARETZKY einen solchen Versuch für die Familie *Polygonaceae* gemacht hat, wobei er gleichzeitig eine von der jetzt üblichen abweichende Deutung über die Phylogenie dieser Familie gab, sollte man erwarten, dass er sich dabei auf gewichtige Gründe gestützt hätte. Meiner Meinung nach ist dies aber nicht der Fall.

Um Belege für diese meine Ansicht zu geben, ist es nicht nötig, hier alle die Einzelheiten zu entfalten und minutiös zu diskutieren, die bei der Beurteilung der Phylogenie der Polygonaceen zur Anwendung gelangen, sondern ich werde mich darauf beschränken die Hauptfragen zu berühren, die für die Hauptzüge derselben von Bedeutung sind.

Zur Erleichterung der Orientierung habe ich das System der Polygonaceen

Das System der Polygonaceen.



nach GROSS (1913) beigefügt, das auch von ENGLER-GILG (1924) verwendet wurde. Von Gattungen habe ich nur diejenigen mitgenommen, die in der folgenden Diskussion genannt sind.

Organographie.

Das Hauptproblem bei der Beurteilung der Evolution der Polygonaceen war immer die Lösung der Frage über den Zusammenhang zwischen den Diagrammen der zwei Blütentypen, die die Familie charakterisieren:

1. P 5, A 5 + 3, G (3), Haupttypus der Polygoneen und Coccolobeen.
2. P 6, A 6 + 3, G (3), Haupttypus der Rumiceen, Triplarideen und Eriogonoideen.

PAYER (1857, S. 291) war der Ansicht, dass der Typus 2 dem Urtypus am nächsten stehe, der fünf dreizählige Kreise gehabt habe, bei dem aber die Staubblätter des äusseren Kreises Dédoublement erfahren haben. Dafür spräche u. a. der Umstand, dass die Staubblätter dieses Kreises oft, z. B. bei *Rheum*, vor jedem Blatt des äusseren Hüllblattkreises paarweise stehen. Aus dem Typus 2 sei 1 enstanden, indem ein Tepalum aus dem äusseren Kreise auf den Blütenstiel gerückt sei — *Polygoneae* hat zwei Vorblätter, *Rumiceae* nur eines — wobei das Dédoublement des innerhalb dieses Tepalums stehenden Staubblattes in diesem Fall ausgefallen sei.

Gestützt auf die Tatsache, dass trimere Blüten — *Triplarideae* und anomale *Polygonum*-Blüten — zwei Vorblätter besitzen, nahm GROSS (1913) an, dass das obenerwähnte Tepalum durch Reduktion verschwunden sei; im übrigen war er aber derselben Ansicht wie PAYER.

Durch das Studium eines unerhört grossen Blütenmateriales verschiedener Polygonaceen kam LUNDBLAD (1922) zu dem Schlusse, dass die Reduzierung der Zahlen innerhalb der Kreise — Meiomerie (MURBECK, 1914) — auf dieselbe Weise entstanden sei, wie es MURBECK (1914) für einige Rosaceen angegeben hat, d. h. durch Verschmelzung von Tepalen und Staubblättern.

Da die Hüllblätter, die verschmolzen, neben einander lagen und also zu verschiedenen Kreisen gehörten und da gleichzeitig das epitepale Staubblatt aus dem inneren Kreise mit dem alternitepalen Staubblatt des äusseren verschmolz (Fig. 27), muss durch die Verschmelzung eine im Perigon und Androeceum azyklische Blüte mit $^2/_5$-Spirale aus einer durch und durch zyklischen entstehen. Dies würde also einen Beleg für EICHLERS und DAMMERS Ansichten ausmachen, gemäss denen der Polygoneentypus azyklisch, der Rumiceentypus zyklisch war. PAYER und GROSS hielten beide Typen für zyklisch, und der Polygoneentypus wurde pseudopentamer benannt.

Gegen diese auf die Ansicht über das Dédoublement des äusseren Staubblattkreises basierte Auffassung über die Polygonaceenblüte trat schon 1894 ČELAKOWSKÝ auf, welcher annahm, dass dieser Kreis 5- bzw. 6-zählig sei, also dass kein Dédoublement vorliege.

Gegen die Annahme eines Dédoublements bei dem Polygoneentypus trat auch VELENOVSKY (1909, S. 850) auf. Eigentümlicherweise nimmt er jedoch Dédoublement bei dem Rumiceentypus an.

Später ist BAUER (1922), modernere Untersuchungsmethoden benützend, zu Resultaten gekommen, die sich in GOEBELS (1923, S. 1580) Worten zusammenfassen lassen: »Die bisherige Deutung der Polygonaceenblüte hat freilich das von *Rheum* abstrahierte Schema auch auf die fünfzähligen Polygonaceenblüten übertragen. - - - Das war aber eine künstliche und irrige Deutung. Die Entwicklungsgeschichte wie der Vergleich zeigen vielmehr, dass eine Verdoppelung von Staubblättern nicht stattfindet, und dass die ursprüngliche Blütenform nicht aus dreizähligen Quirlen aufgebaut, sondern fünfzählig und asymmetrisch ist. Es sind zwei Staubblattkreise vorhanden: der äussere ist fünf-

zählig. Wenn die Blüte zu einer mit sechszähliger Blütenhülle ausgestatteten wird, wird am Blütenvegetationspunkt ein Abschnitt (Sektor) eingeschaltet und zwar zwischen Hüllblatt 3 und 1. - - - Dieser Übergang von der Fünf- in die Sechszahl findet sich als gelegentliche Abweichung auch bei Polygonaceen mit sonst fünfzähligen Blüten. Es ist bei *Rheum* u. a. konstant geworden. Daneben findet sich auch der Vorgang einer Sektorenminderung, durch welchen z. B. zweizählige Blüten entstehen können.»

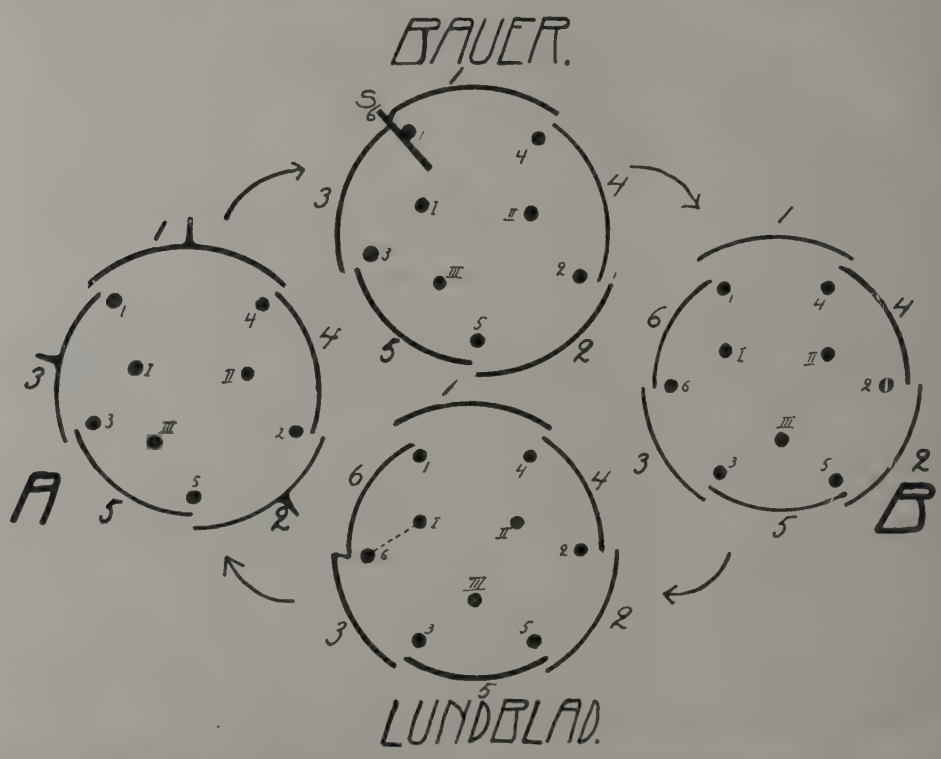


Fig. 27. Diagramme (Hüllblätter und Staubgefässe) von den beiden Blütentypen der Polygonaceen, die den Zusammenhang zwischen ihnen nach BAUER und LUNDBLAD zeigen.

Die hauptsächlichen Verschiedenheiten zwischen BAUERS und LUNDBLADS Anschauungen gehen aus Fig. 27 hervor. BAUER erklärt, dass der Übergang von der 5-Zahl zur 6-Zahl durch Einschieben eines Tepalum und Staubblatt bildenden Sektors zwischen P_3 und P_1 (in A der Figur) erfolgt. LUNDBLAD nimmt an, dass der Übergang von der 6-Zahl zur 5-Zahl im allgemeinen durch die Verschmelzung der Tepalen P_3 und P_6 und der Staubblätter A_6 im äusseren Kreise und A_I im inneren Kreise (in B der Figur) zu dem Tepalum P_3 und dem Staubblatt A_I (in A der Figur) zustande kommt.

Wie früher erwähnt, machte JARETZKY 1925 die Polygonaceen zum Gegenstand einer chemischen Untersuchung, und die Resultate derselben ebenso wie morphologische Beobachtungen — identisch dieselben, die GROSS zu seiner obenerwähnten Auffassung geleitet hatten — veranlassten ihn, das übliche phylo-

genetische System zu ändern. Er ging von derselben Auffassung, von dem Verhältnis zwischen den Blütentypen aus wie GROSS, aber diskutiert, ja nennt überhaupt nicht LUNDBLADS und BAUERS Untersuchungen.

Im Anfang seines früher diskutierten Versuches, innerhalb der *Polygonaceae* das Entstehen der Chromosomenzahlen aus einander zu erklären, glaubt er »Beweise» für Dédoublement in dem umstrittenen Staminalkreise erbracht zu haben. Er beschreibt, wie der anatomische Bau bei einem gespaltenen Staubblatt alle Übergänge aus zwei selbständigen Staubbeuteln, über Zwischenstadien, zu einem völlig einheitlichen Staubbeutel zeigt. Er erwähnt auch, dass er Staubblätter gefunden habe, die an der Base mehr oder weniger vereinigt gewesen seien. Ausserdem glaubt er, gestützt auf das Vorkommen eines degenerierten Staubblattes in Blüten verschiedener Rumexarten, behaupten zu können, dass (1928 a, S. 369) »eine Reduktion im Staminalkreise nur durch die Annahme eines Nahrungsmangels zu verstehen wäre» und wenn »der Nahrungsmangel gross, und der Raum ... klein ist, so wird ein Konkurrenzkampf entbrennen, der schliesslich zur Degeneration des schwächsten Stamens führt». Er erklärt deshalb bestimmt, dass wir die von ihm beobachteten »Spaltungserscheinungen nie und nimmer auf eine Verschmelzung zurückführen können».

Obgleich Forscher, welche sich mit diesem Problem beschäftigten, eine Menge abweichender Fälle vorgebracht haben, die beweisen, dass die beiden Blütentypen nicht mehr stabilisiert sind, als dass sie im Laufe der Phylogenese hätten abwechselnd realisiert werden können, und obgleich die Frage also in phylogenetischer Hinsicht vielleicht weniger Bedeutung hat, möchte ich hervorheben, dass ich mich völlig der BAUER-GOEBELschen Auffassung anschliesse. Was JARETZKYS »Beweise» betrifft, so sagen sie gar nichts. ČELAKOVSKÝ hat schon früher (1894 a) im Zusammenhang mit einer Untersuchung von Doppelblättern bei *Lonicera periclymenum* gezeigt, dass die »anatomische Methode» nicht entscheiden kann, ob Zusammenwachsung oder Spaltung vorliegt. Die anatomischen Bilder, die JARETZKY schildert, hat man allen Anlass, bei solchen Bildungen zwischen einem und zwei Staubblättern, zu erwarten, welche LUNDBLAD beschreibt und von denen GOEBEL (1923, S. 1583) sagt, dass sie nur mehr oder weniger unvollständig gebliebene Versuche der Pflanze sind, in den Blütenboden einen neuen Sektor einzuschieben.

Was einem in der PAYER-GROSSschen Annahme über die Beziehungen zwischen den beiden Blütentypen bedenklich scheint, ist folgendes: Die *Berberis*-Blüte ist gewöhnlich trimer mit 6 epitepalen Staubblättern. Die oberste Blüte des Blütenstandes ist aber pentamer mit 5 epitepalen Staubblättern. Wenn man annimmt, dass die 5-zählige Blüte aus der 3-zähligen entstanden ist, so ist gleichzeitig mit dem Wegfallen eines Tepalums auch das zu diesem gehörende Staubblatt abortiert worden. Bei *Polygonaceae* soll nach PAYER-GROSS nur das Dédoublement für das epitepale Staubblatt unterbleiben. Und doch wäre ein vollständiges Wegfallen des Staubblattes nichts undenkbares, da die Blüte trotzdem durch das Wegfallen eines Blattes aus dem äusseren Hüllblattkreise zygomorph würde. Dem *Berberis*-Beispiel völlig gleichartige Fälle finden sich auch bei den Polygonaceen vor. Bei der Beschreibung der *Hollisteria lanata* sagt GROSS (1913, S. 239): »Die Zahl der Stamina beträgt im äusseren Kreise ge-

wöhnlich 6, gelegentlich auch nur 3, ein sicherer Beweis dafür, dass im ersten Falle Dédoublement vorliegt», (die Möglichkeit einer Verschmelzung erwähnt er überhaupt nicht). »Sehr selten abortiert ein Tepalum des äusseren Kreises, in welchem Falle dann, wenn der äussere Staminalkreis verdoppelt ist, das Dédoublement des dem abortierten Tepalum opponierten Staubgefässes unterbleibt, während bei einfachem äusseren Staminalkreise das betreffende Staubgefäss ebenfalls abortiert». Bei *Pterostegia drymarioides*, wo der äussere Kreis in der Regel dreizählig ist und die Staubblätter den äusseren Tepalen opponiert sind, »abortiert in sehr seltenen Fällen ein Tepalum des äusseren Perianthkreises und mit ihm das opponierte Staubgefäss (GROSS 1913, S. 340).»

»Was ist das für eine sonderbare Stellung eines dreizähligen Kreises nach einem 5-zähligen, und warum dédoublieren davon nur die 2 episepalen?» fragt sich ČELAKOVSKÝ (1894 b, S. 27) und das mit Recht. Um eine wenigstens scheinbar typisch pentamere, monochlamydeische Blüte mit 5 Tepalen und 5 mit diesen alternierenden Staubblättern aus einer hexameren Blüte mit 6 Tepalen und 6 alternierenden Staubblättern zu erhalten — wenn dieser Entwicklungsgang bis auf weiteres angenommen werden soll — hat man zu dieser höchst absonderlichen Erklärung gegriffen. »Dieser höchst bemerkenswerte Fall kommt meines Wissens nur bei den Polygonaceen vor» (GROSS 1913, S. 259). Alles kommt davon, dass man so starrsinnig an der Ansicht über das Dédoublement festhält. SCHUMANN (1890), der äusserst sorgfältige Untersuchungen über die Entwicklung der Primordien der Polygoneenblüten unternommen hat, rät zur Vorsicht bei dem Ziehen von Schlüssen betreffs des Dédoublements — er glaubt aber ein solches bei den Primordien der Polygoneenblüte nachgewiesen zu haben — und fügt hinzu (S. 328), es sei notwendig, »dass man die Prüfung ohne jede theoretische Beeinflussung rein objektiv vornimmt». Ebenso äussert sich JARETZKY (1928 a, S. 368), dass LUNDBLADS Darstellung seiner Ergebnisse betreffs der oben erwähnten Verschmelzungen »jeder Objektivität entbehrt und stark durch theoretische Erwägungen beeinflusst ist».

Da es sich aber erwiesen hat, dass die oben erwähnten, sorgfältig ausgeführten Untersuchungen zu so verschiedenartigen Ansichten haben führen können, und da die angeführten »Beweise» sowohl in der einen wie in der anderen Richtung gedeutet werden können, muss man ganz sicher sowohl Vergleiche als auch theoretische Erwägungen zu Hilfe nehmen.

Dass die dreizählige, zyklische Blüte nicht ursprünglicher Natur ist, kann wohl keinem Zweifel unterliegen. Die Verhältnisse innerhalb der *Polycarpicae* zeigen, dass sie ebenso wie die quincunciale, dikotyledone Blüte aus einer azyklischen ungefähr von Magnoliaceentypus entstanden ist. In ähnlicher Weise, wie es bei den Ranunculaceen anzunehmen ist, aber mit dem Beibehalten von alternitepalen Sporophyllen als Staubblätter anstatt ihres Überganges zu Petalen und dabei mit weiterer Einschränkung der Anzahl Sporophyllwindungen, wurde bei den Polygonaceen eine in dem Perigon und der äusseren Staminalspirale instabile, 5—6 zählige Blüte ausdifferenziert, die zwischen der 5- und 6-Zahl variierte, je nachdem der Divergenzwinkel der Spirale $^2/_5$ oder weniger ausmachte, d. h. je nachdem der Blütenboden einen sechsten Sektor ausbilden konnte oder nicht. In denjenigen Fällen, wo die Variationsbreite zugunsten der 5-Zahl verschoben wurde, bildete sich der Polygoneentypus, wenn sie nach der

6-Zahl verschoben wurde, der Rumiceentypus aus. Da die sechs Tepalen sich auf zwei Spiralwindungen verteilten und da sechs durch zwei teilbar ist, war es natürlich, dass die sechs Tepalen sich in alternierenden Dreizahlen, zuletzt in Dreizahlskreisen anordneten. Dieser Übergang von Spiralstellung zu Kreisstellung erstreckte seine Wirkung auch auf die Staubblätter. Ein Übergang von einer Blattstellung zu einer anderen ist nach ČELAKOVSKÝ (1894, S. 3) die Ursache für, was er negatives Dédoublement benennt, d. h. das Annähern zweier Blätter zu einander und ihre allmählich geschehende Verschmelzung. Die Zwischenformen, die von den Anhängern der Dédoublementstheorie als Zeichen der Spaltung angeführt werden, sollten nach ČELACOVSKÝ Zeichen beginnender Verschmelzung ausmachen.

Bemerkenswert ist, dass »diese Zeichen des Dédoublements» am häufigsten unter solchen Typen zu finden sind, die infolge anderer Eigenschaften für primitiv gehalten werden, während abgeleitete Formen Neigung zeigen das Dédoublement zu unterlassen.

Ein schönes Beispiel für diesen Entwicklungsgang bildet die Serie, die sich unter den *Helobiales* vorfindet:

Sagittaria hat noch die Sporophylle in Spiralen innerhalb der sechszähligen Hülle, *Butomus* und *Alisma* haben 6 Staubblätter, die mit den 6 Hüllblättern alternieren (siehe das Bild bei ENGLER-GILG, 1924, S. 132, das eine junge Blüte von *Alisma* darstellt); *Triglochin* hat 3 Staubblätter, die den äusseren Hüllblättern opponiert sind. Derselbe Entwicklungsgang findet, wenigstens teilweise, auch innerhalb der *Polygonaceae*, statt. *Ruprechtia* [siehe das Diagramm der weiblichen Blüte bei GROSS (1913, S. 258)] wie die Triplarideen überhaupt, haben die Staubblätter gerade in den Zwischenräumen der Tepalen; *Rheum* und *Rumex* zeigen einen Ansatz zur Annäherung der Staubblätter, einige *Rheum*-Arten haben fakultativ (*Rheum nobile* obligat) verschmolzene Staubblätter. Es kann hinzu gefügt werden, dass bei *Oxyria* manchmal die 4 Staubblätter des äusseren Kreises paarweise zusammengewachsen sein können (WYDLER, 1857) [die Vierzahl im Androeceum bei *Oxyria* entsteht aber häufiger dadurch, dass der innere Kreis fehlschlägt (wie bei *Rumex*), was an gewissen Orten so gewöhnlich zu sein scheint (vielleicht eine andere Rasse), dass HEGI für *Oxyria* nur 4 (selten 6) Staubblätter angibt]. *Pterostegia*, die doch unzweifelhaft als ein sehr junger Typus angesehen werden muss, hat auch in der Regel 3 Staubblätter im äusseren Staminalkreis. Meiner Meinung nach spricht also alles dagegen, dass bei den Polygonaceen Dédoublement vorliegen sollte.

Dadurch braucht man nicht zu der oben diskutierten, eigenartigen Erklärung über den Zusammenhang zwischen den beiden Blütentypen zu greifen.

Ein Hauptunterschied zwischen den beiden Ansichten ist, dass das die Rumiceen und Polygoneen unterscheidende Tepalum nach PAYER-GROSS dem äusseren Kreise — P_3 der Fig. 27 B —, nach BAUER-GOEBEL dem inneren Kreise — P_6 der Fig. — angehört. Ein Zeichen, das für die BAUER-GOEBEL-sche Betrachtungsweise spricht — mit der die LUNDBLADschen Beobachtungen m. E. gut vereinbar sind —, ist der Umstand, dass wenn die Hüllblätter, wie bei den primitiven *Polygonum*-Gruppen *Pleuropterus* und *Tiniaria* sowie bei *Brun-*

nichia und *Podopterus*, auf dem Rücken mehr oder weniger geflügelt sind, diese aus den Blättern P_1, P_2 und P_3 der Fig. 27 A bestehen. Wenn die Polygoneenblüte aus der Rumiceenblüte durch Wegfallen von P_3 der Fig. 27 B entstanden wäre, würde sie zygomorph sein, ihre Symmetrieebene durch den Mittelpunkt der Blüte und den Platz des ausgefallenen Tepalums liegen haben und nur auf dem Rücken von P_1 und P_2 der Figur Flügel ausbilden.

Zu den Belegen dafür, dass die drei ersten Tepalen der Polygoneenblüte den Tepalen P_1, P_2 und P_3 der Rumiceenblüte entsprechen, gehören auch die Verhältnisse in der Blüte bei *Koenigia*, falls diese als ein reduzierter *Polygonum*-Typus zu betrachten ist, mit P 3, A 3, G (3) und den Staubblättern mit den Hüllblättern alternierend. Über die Entstehung dieser Blüte gibt GROSS (1913, S. 250) eine sehr gekünstelte Erklärung, auf die hier einzugehen ich mich keineswegs veranlasst finde. JUEL erklärt (1888, S. 222), dass die Hüllblätter bei *Koenigia* dieselbe Stellung wie die äusseren Hüllblätter bei *Rumex* einnehmen, zu welchem Schlusse er durch Untersuchung der Entwicklungsgeschichte bei *Koenigia*, *Rumex conspersus* und *Rumex longifolius* gekommen ist.

Welcher von den beiden Blütentypen bei den ersten Polygonaceen der vorherrschende gewesen ist, dürfte schwer zu entscheiden sein, aber gewisse Zeichen deuten doch auf den Polygoneen-Coccolobeen-Typus hin. Bei diesem Typus variieren noch die Zahlen; bei dem zu den Coccolobeen gehörenden *Antigonon* und bei dem zu den Polygoneen gehörenden *Calligonum* variieren z. B. die Zahlen in der Blüte zwischen 5 und 6. Es gibt einzelne *Polygonum*-Arten, die von der 5-Zahl abweichende Zahlen haben, während kein solcher Typus (abgesehen von anomalen Fällen) in Gattungen mit Dreizahlkreisen vorhanden ist. Dass die dreizählige Hülle Tendenzen zu festerem Bau zeigt, geht daraus hervor, dass bei LUNDBLADS obenerwähnter Untersuchung von 13 000 *Polygonum*-Blüten 911 (oder 7 %) Tendenz zur Pleiomerie, während von 5 000 *Rheum*-Blüten nur 109 (oder 2,2 %) Tendenz zur Meiomerie zeigten. Schon TRAIL (1896) hat auf die reichliche Variation der Zahlen der Blütenblätter hingewiesen, die gerade bei der Gattung *Polygonum* vorhanden ist. Besonders charakteristisch in dieser Hinsicht sind *Polygonum bistorta, aviculare, lapathifolium, persicaria*, sämtlich Spezies die beinahe über die ganze Welt verbreitet sind. Auch GROSS sagt hierüber (1913, S. 246) »Die grösste Mannigfaltigkeit in den Diagrammen herrscht bei der alten Gattung *Polygonum*».

Als ein Fingerzeig für das Vorherrschen der Fünfzahlhülle bei den Polygonaceen ist auch die postflorale Ausgestaltung dieser Hülle zu betrachten. Bei *Polygonum* wie bei *Fagopyrum* sind alle Blätter rings um die Frucht aufrechtstehend, ohne vergrössert zu werden. Bei einigen *Polygonum*-Arten, bei *Coccoloba* und *Muehlenbeckia* werden sie fleischig, sie sind aber noch immer etwa von derselben Grösse wie bei der Anthese. Auch bei *Rumex* sind alle Hüllblätter postmortal gleichartig und aufrechtstehend. Bei allen übrigen Gattungen wachsen entweder die inneren oder die äusseren Hüllblätter bei der Fruchtreife aus oder die Früchte werden mit Flügeln oder Borsten versehen.

Das gewöhnliche Vorkommen eines dreizähligen inneren Staminalkreises ebenso wie der dreizählige Fruchtblattkreis brauchen keinen Beleg für die Primitivität der hexameren Blüte auszumachen. GROSS zeigt eine Menge Diagramme, wo andere Zahlen als 3 vorkommen, z. B. 9-, 8-, 6-zähliger innerer

Staminalkreis bei vierblätterigem Fruchtknoten, 5-, 4-, 2-, 1- und 0-zähliger bei dreiblätterigem und 2-, 1- und 0-zähliger bei zweiblätterigem Fruchtknoten. Dass die Erscheinung, die VELENOVSKY (1910) Fruchtknotenadaptation nennt, hier vorliegt, ist offenbar.

Im Zusammenhange mit der Frage von der Primitivität der 5-zähligen Polygoneenblüte möchte ich auch nennen, dass die Königsberger Serologen MALLIGSON (1922), METZ und ZIEGENSPECK (1926), BITZEK (1928), die Polygonaceen an die Mitte des Centrospermenastes ihres Stammbaumes placiert haben. BITZEK (1928, S. 379) sagt betreffs dieses Astes: »Auf Grund von morphologischen, embryologischen und serologischen Ergebnissen kommen wir zu der --- Phylogenie des Centrospermenastes: Die ursprüngliche Familie stellen die *Phytolaccaceae* dar. --- Wir betrachten als Urdiagramm P 5, A 5 + 5, G x. Dabei ist der äussere Antherenkreis dem Perigonkreis alternierend. --- Nach unten erfolgt Anschluss an die Urberberidaceen. --- Die ursprünglich anatropen Samenanlagen werden entweder umgekehrt an langem Funiculus angehängt oder sie verharren auf der Jugendform ihrer Bildung und werden campylotrop bis zuletzt atrop.«

Über die Ansicht GOEBELS betreffs der beiden Blütentypen der Polygonaceen, sagt er (1928, S. 293): »Wenn wir uns diese Gedankengänge vor Augen halten, so sehen wir GOEBEL, unabhängig von uns (denn er zitiert nicht die Centrospermenarbeiten von MALLIGSON u. s. w., hat sie also nicht gekannt) zu der Annahme des Urcentrospermen-Diagramm gelangen.«

Die Griffel sind bei den Polygoneen, Coccoloboideen und Eriogonoideen terminal, während sie bei den Rumiceen mit Ausnahme von *Emex* seitlich inseriert sind, so dass sie wagrecht abstehen. JARETZKYs Einteilung der *Coccoloboideae* in *Rheum*-Deszendanten und *Polygonum*-Deszendanten scheint dieser Tatsache gegenüber gekünstelt.

Bemerkenswert ist auch die gleichartige Konfiguration der Narben bei einigen *Muehlenbeckia*-Arten, *Pleuropterus* und *Emex*, wo sie länglich, lappenförmig und gefranst sind. Ähnliche, pinselförmige Narben haben auch *Rumex* und *Oxyria*, wo aber die Narben eine andere Insertation haben. Bei den übrigen sind die Narben mehr oder weniger knopf-, faden- oder zungenförmig.

Ich bin wie JARETZKY der Meinung, dass eine genetische Beziehung zwischen *Pleuropterus* (*Polygonum* sekt. *Pleuropterus*) und *Muehlenbeckia* besteht, aber ich glaube, dass auch *Emex* und mit ihm die übrigen *Rumicees* in dieselben Verwandtschaftskreise zu stellen sind.

Sehr interessant sind die Angaben einiger amerikanischen Forscher (GROSS 1913, S. 269), dass das Ovar bei *Brunnichia* unvollkommene Scheidewände hat. GROSS glaubt, dass dies seine Erklärung durch die von LINDAU (1891, S. 276) beschriebene Entwicklung des Ruminationsgewebes bei *Coccoloba* erhalten kann. Eine Nachuntersuchung dieser Verhältnisse ist höchst wünschenswert, wenn man bedenkt, dass *Brunnichia* und ihre Verwandten *Antigonon* und *Podopterus* nebst *Leptogonum* wenigstens anfangs anatrope Samenanlagen auf stark verlängertem Funikulus haben. Dies alles sind Eigenschaften, die man bei den Centrospermen wiederfindet. Diese Pflanzengruppe wird oft (z. B. von HALLIER und den Königsberger-Serologen) als mit den Polygonaceen verwandt angesehen. Dass diese von Ahnen mit anatropen Samenanlagen emanieren, dafür spricht auch

der dorsiventrale Bau des Samens der Polygonaceen (NETOLITZKY 1926, S. 109).

JARETZKY führt als Grund dafür, dass er die *Coccoloboideae* als Unterfamilie verwirft und sie in *Rheum*-Deszendanten (*Triplarideae*) und *Polygonum*-Deszendanten (*Coccolobeae*) einteilt, trotzdem sie beide Ruminationsgewebe besitzen, an, dass diese Eigenschaft bei den Palmen nicht in so hohem Grade benützt wird, und dass, wenn man diese Unterfamilie beibehielte, das eigentümliche Verhältnis eintreten würde, dass innerhalb der *Polygonoideæ* die Anfangsglieder, innerhalb der *Coccoloboideae* die Schlussglieder durch gewisse chemische Bestandteile — Oxymethylanthrachinone — charakterisiert würden, welche Stoffe er bei *Muehlenbeckia* gefunden hat. Diese kann, da sie ja pentamer ist, nach JARETZKYS Ansicht, in phylogenetischer Hinsicht, gar nicht primitiver sein als die trimeren Triplarideen, die Anthrachinone entbehren. Nun verhält es sich aber so, dass die Ruminationsgewebe bei den Palmen von verschiedenen Typen sind (siehe NETOLITZKY, 1926, S. 62) und dass diese eine gewisse systematische Bedeutung haben. Eine Untersuchung bei den verschiedenen Coccoloboideengruppen über die Entstehungsweise der Ruminationsgewebe würde Klarheit darüber bringen, ob sie überall gleicherweise zustandekommen. Es ist merkwürdig, dass JARETZKY, trotz der jetzigen Unkenntnis darüber, dieser Eigenschaft so wenig Wert beimisst, während er dem Oxymethylanthrachinonvorkommen und der Trimerie resp. Pseudopentamerie fundamentale, systematische Bedeutung zuschreibt. Und doch hat sich die Zahl der Blütenblätter als ein höchst variabler Charakter (siehe *Polygonum*) erwiesen, während das Vorkommen der Ruminationsgewebe eine sehr spezifische Eigenschaft, wahrscheinlich von grossem phyletischem Wert ist.

Bei Diskussion der systematischen Stellung der Coccoloboideen verdient vielleicht auch die Frage von dem phylogenetischen Werte der baum- oder kräuterartigen Tracht der Pflanzen wenigstens gestreift zu werden. Seit langem ist man ja der Ansicht, dass die primitiven Angiospermen holzartig waren. Die Belege für diese Ansicht, von denen viele allgemein bekannt sind, kann man bei SINNOTT und BAILEY (1914) wiederfinden. Es ist auch einleuchtend, dass die Familien, die an den Anfang des Systems der Dikotylen gestellt wurden, sei es Monochlamydeen oder Polykarpicen, meistens baumartig sind. Auch innerhalb von Verwandtschaftsgruppen mit sowohl baum- als kräuterartigen Repräsentanten findet man meistens bei den Bäumen Eigenschaften, die als relativ primitiver zu deuten sind als die entsprechenden Eigenschaften bei den Kräutern. In diesem Zusammenhang möchte ich an die Clematiden innerhalb der Ranunculaceen und die Araliaceen innerhalb der Umbellifloren erinnern.

Es sind indessen auch Ansichten aufgetaucht, dass die primitivsten Angiospermen kleine Kräuter gewesen seien. So wurde von A. MEYER (1910, S. 305) eine Hypothese aufgestellt, die besagt, dass »alle Pteridophyten, Gymnospermen, Bryophyten und Angiospermen der Jetztzeit und alle diesen Sippen zuzurechnenden ausgestorbenen Pflanzen von einer Sippe kleiner Pflanzen abstammen, die bis zur Kreidezeit vorhanden war, von der aber, da alle zu dieser Sippe gehörenden Individuen sehr zart und hinfällig waren, nichts oder sehr wenig konserviert worden ist». Auch ARBER (1928) sprach sich vor kurzem für eine ähnliche Ansicht aus. Sie diskutiert zuerst SINNOTTS' oben erwähnte

Argumente und glaubt zeigen zu können, dass diese nicht stichhaltig sind. Sie bringt auch positive Belege für ihre Ansicht vor, nach der die baumartige Tracht ein Senilitätssymptom sei. Dass man dessenungeachtet bei baumartigen Typen so oft Eigenschaften findet, die als primitiv betrachtet werden müssen, sollte davon abhängen, dass sie nicht mehr als einen Bruchteil der Anzahl Generationen durchlaufen können, die kräuterartige Typen erleben, und deswegen nicht so viele Veränderungen haben erfahren können, wie diese.

Es ist hier nicht der Platz auf eine Diskussion der Gründe für und wider die beiden Theorien einzugehen. Es ist genug zu konstatieren, dass beide den Baumtypen grosse Bedeutung beilegen, wenn es gilt, primitive Merkmale zu finden. Innerhalb der Polygonaceen sind vor allen anderen die Coccoloboideen durch baumartige Tracht gekennzeichnet, und ich möchte behaupten, dass man gerade bei ihnen Anklang an Eigenschaften findet, die für viele Familien des Centrospermenastes charakteristisch sind; z. B. Ruminationsgewebe und Ansatz zu anatropen Samenanlagen.

Anatomie. Auch die anatomischen Eigenschaften müssen selbstverständlich in Betracht gezogen werden, wenn es gilt ein System zu konstruieren. Sie sind aber höchst verschiedenen Wertes. Einige sind sehr flüchtig und können höchstens dazu verwendet werden, Spezies zu unterscheiden, andere bleiben länger bestehen, sind konservativer und können grosse Gruppen, Familien, Gattungen u. s. w. charakterisieren. Die ersteren, die Anpassungseigenschaften sind, können physiologisch oder funktionell, die letzteren, die eher den Charakter wirklicher Verwandtschaftseigenschaften besitzen, phyletisch oder konstitutiv genannt werden. Sowohl jene wie diese sind für die Polygonaceen in grosser Menge beschrieben worden (SOLEREDER, 1898 und 1908), aber einen Versuch, sie in systematischer Hinsicht zu benützen, machte erst PERDRIGEAT (1900), der durch Studium des Blatt- und Stammbaues fand, dass die anatomischen Eigenschaften mit dem System recht gut übereinstimmen, das von DAMMER (1891) aufgestellt wurde und dessen bemerkenswertestes Detail das Zusammenführen der Eriogonoideen mit den Rumiceen ausmachte.

Auch GROSS (1913) hat bei Aufstellen seines Systems, wobei er die *Eriogonoideae* von den *Rumiceae* trennte, welch letztere Gruppe mit den *Polygoneae* zu *Polygonoideae* zusammengeschlagen, während *Coccoloboideae* unverändert beibehalten wurde, sich anatomischer Eigenschaften bedient. Von diesen sind vor allem bemerkenswert: Kristallsand bei *Coccoloboideae*, aber nicht bei den übrigen, zusammenhängender Sklerenchymmantel bei allen mit Ausnahme der Rumiceen (*Emex*, *Rumex*, *Oxyria* und *Rheum*) und einiger Polygoneentypen (*Polygonella*, *Thysanella* und einige *Polygonum*-Sektionen vor allem *Pleuropterus* und *Avicularia*).

Betreffs solch phyletischer Eigenschaften, die bei den Cormophyten in einer geringen Anzahl Varianten auftreten, und die sich also lange Zeiten hindurch unverändert beibehalten haben, dürfte es möglich sein, die Umwandlungsfolge zu bestimmen und sie also bei der Beurteilung des in dieser Hinsicht relativen Alters eines Typus zu verwenden. So haben die Achsenorgane in ihrem primären Stadium sich als nach einer geringen Anzahl Organisationstypen — Verlauf der Gefässbündel u. s. w. — aufgebaut erwiesen. Man findet

die grossen Gruppen durch einen solchen Gefässbündeltypus gut charakterisiert und die Stelentheorie sucht die genetischen Beziehungen zwischen diesen Typen zu erklären.

Es sind aber auch Versuche gemacht worden, den Gefässbündelverlauf des Stammes auch innerhalb engerer Verwandtschaftsgruppen phylogenetisch verwendbar zu machen. Durch ein Studium der Verteilung der Gefässbündel von der Stammstele zu den Blättern hinaus bei einer grossen Anzahl Pflanzen, die meisten Angiospermenfamilien repräsentierend, hat SINNOTT (1914) gefunden, dass die Topographie des Nodus innerhalb grosser Gruppen, Familien oder sogar Ordnungen sehr konstant ist und dass sie zu einem der folgenden Typen gehört:

1. unilakunar, wo ein (einfaches oder zusammengesetztes) Gefässbündel sich von der Stele des Stammes in das Blatt hinausbiegt, wobei eine Blattlücke in der Stele entsteht,

2. trilakunar, wo infolge dreier Blattspuren drei Blattlücken und

3. multilakunar, wo infolge mehrerer Blattspuren mehr als drei Blattlücken in der Stele des Stammes entstehen.

Auf folgende Gründe gestützt, glaubt SINNOTT behaupten zu können, dass von diesen drei Typen der trilakunare der phylogenetisch älteste ist:

1. Der trilakunare Typus dominiert innerhalb der Monochlamydeen, Polycarpicen und Rosalen und

2. bei offenbar primitiven Repräsentanten sonst uni- oder multilakunärer Familien.

3. Ausserdem hat er den trilakunaren Zustand bei den Potamogetonaceen und bei den Keimpflanzen einiger anderen monokotyledonen Familien gefunden.

Der unilakunare Typus sollte durch Reduktion des trilakunaren entstanden sein, entweder in der Weise, dass die drei Blattlücken sich einander genähert hätten und zuletzt verschmolzen wären, oder auch in der Weise, dass die zwei lateralen Gefässbündel und Blattlücken verschwunden wären.

Der multilakunare Typus sollte durch Spaltung der ursprünglichen drei Gefässbündel und Blattlücken zu 5, 7, 9 oder mehreren entstanden sein.

Als Haupttypus für die Polygonaceen, die ja durch eine Blattscheide, meistens im Verein mit Ochrea, charakterisiert sind, gibt SINNOTT den multilakunaren an, den er bei *Muehlenbeckia*, *Coccoloba*, *Fagopyrum* und den meisten Arten von *Rumex* und *Polygonum* gefunden hat.

Bei jungen Individuen dieser Gattungen gehen aber nur drei Gefässbündel in jedes Blatt hinaus und »this trilacunar condition», sagt SINNOTT (S. 311), »which also prevails in the dioecious species of *Rumex* and the climbing species of *Polygonum*, is probably primitive for the order». Als Repräsentanten für die diöcischen *Rumex*-Arten gibt er *Rumex acetosa* an, dagegen nennt er keine der kletternden *Polygonum*-Species.

Durch die Forscher, die sich früher mit der Anatomie der Polygonaceen beschäftigt haben (siehe oben), erhält man über die mit der vorliegenden Frage zusammenhängenden Einzelheiten nur Auskunft hinsichtlich der Anzahl und des Verlaufes der Gefässbündel in dem Blattstiel, dagegen nichts über ihren Anschluss an die Stele des Stammes.

Hierüber sagt GROSS (1913, S. 315) nur, dass die Anzahl der Gefässbündel des Blattstieles zwischen drei (z. B. bei *Eriogonum*) und 14 (z. B. bei *Triplaris*) variiert.

Da ich bei dem Vergleiche zwischen der Struktur des Nodus bei *Oxyria* und mehreren *Rheum*-Arten fand, dass diese letzteren unzweifelhaft multilakunar waren, während *Oxyria*, wenn auch nicht trilakunär, so doch höchst unbedeutend davon abweichend war (sie war nämlich mit vier Blattlücken versehen, während SINNOTT für den multilakunaren Typus 5, 7, 9 und mehrere, also ungerade

Fig. 28. Nodstruktur bei a *Muehlenbeckia complexa*, b *Brunnichia spec.*, c *Antigonon leptopus*, d *Ruprechtia laxiflora*, e *Polygonum dumetorum* und f *Polygonum perfoliatum*. Die Gefässteile der Blattbündel sind ganz schwarz gezeichnet.

Zahlen angibt), unternahm ich es, auch die Nodi einiger anderer Gattungen zu untersuchen.

Die Fig. 28 und 29 zeigen, dass die Verhältnisse komplizierter sein dürften als aus SINNOTTS Beschreibung hervorgeht. *Muehlenbeckia complexa, Rumex acetocella*, *Polygonum dumetorum* nebst den Eriogonoideen *Pterostegia drymarioides* und *Eriogonum sphaerocephalum* sind trilakunar, alle von mir untersuchten *Rheum*-Arten, *Triplaris* und *Coccoloba* multilakunar mit vielen, *Oxyria*, *Antigonon leptopus*, *Ruprechtia* und *Brunnichia* mit wenigen (aber > 3) Blattlücken. Die multilakunaren Varianten wiesen folgende zwei Typen auf:

1. mit gerader Anzahl Gefässbündel, nämlich vier — viele, von denen eines auf der dem Blatte entgegengesetzten Seite des Stammes lag und weiter oben sich in zwei Zweige teilte. Zu diesem Typus gehört *Oxyria* (Fig. 29 c), mit

4, *Polygonum* (Fig. 28 e), *Rumex* und *Rheum* (Fig. 29 c) mit vielen Blattlücken;

2. mit ungerader Anzahl Gefässbündel, und zwar 5—7—vielen. Zu diesem Typus gehören *Antigonon, Brunnichia, Ruprechtia* mit 5—7, *Coccoloba* mit vielen Blattlücken.

Bemerkenswert finde ich das Vorkommen eines rein trilakunaren Typus bei *Muehlenbeckia complexa,* während SINNOTT bei dieser Gattung nur multilakunare Nodi gefunden hat.

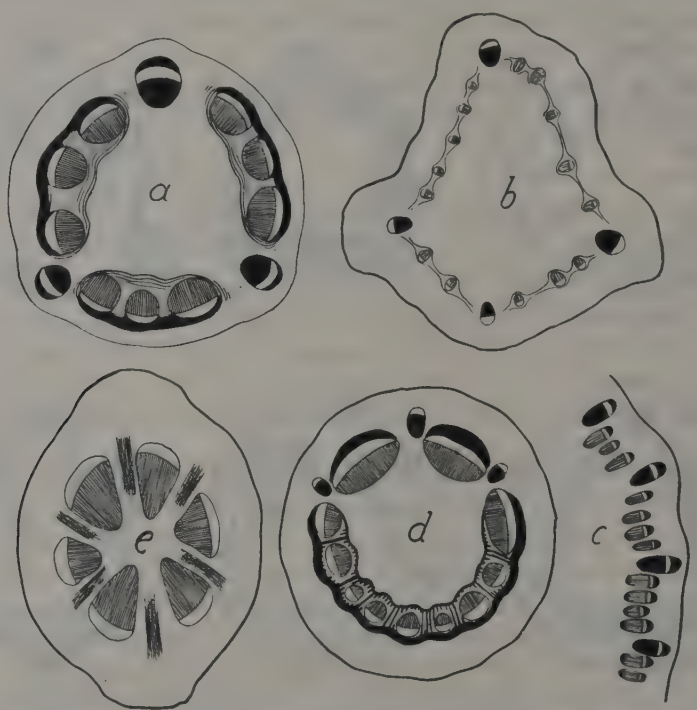


Fig. 29. Nodstruktur bei a *Rumex acetocella,* b *Oxyria digyna,* c *Rheum rhapont.,* d *Eriogonum sphaerocephalum* und e *Pterostegia drymarioides.*

SINNOTTS Verzeichnis (l. c., S. 309 ff.) zeigt, dass diejenigen Familien, die auf dem Centrospermenaste sind (nach METZ, 1926), und die der Polycarpicen, von welcher Ordnung der Centrospermenast ausgegangen ist, folgende Nodstrukturen haben:

Familie	Blattlücken
Ranales:	
Trochodendraceae	1—3—5
Cercidiphyllaceae	3
Ranunculaceae	
Paeoniae, Helleborus	3
Clematis	3

Familie	Blattlücken
Cimicifuga, Actaea	∞
Anemoneae	∞
Lardizabalaceae	3
Berberidaceae	3
Epimedium	7
Mahonia	∞
Menispermaceae	3
Magnoliaceae	1—3—∞
Calycanthaceae	3
Anonaceae	(3)
Myristicaceae	(3)
Monimiaceae	(3)
Lauraceae und **Hernandiaceae**	(3)
Centrospermae	
Phytolaccaceae, Portulacaceae, Amarantaceae, Nyctaginaceae, Aizoaceae, Caryophyllaceae, Chenopodiaceae	(3)
Aristolochiales	3
Santalales	
Santalaceae, Loranthaceae	3
Olacaceae	1
Proteales	3
Urticales	3
Ficus	5
Fagales, Juglandales, Julianiales, Myricales, Salicales	3
Piperales	
Peperomia	3
Piper	5—7
Verticillatae (*Casuarina*)	1.

(3) bedeutet, dass in der Stele des Stammes nur eine Blattlücke gebildet wird, dass aber das austretende Gefässbündel aus drei einfachen zusammengesetzt oder dreigeteilt ist.

Dass bei *Ranales* eine solche Variation in der Nodstruktur herrscht, hängt mit seiner primitiven Stellung eng zusammen (siehe die oben geführte Diskussion über die Archesportypen), aber auch da dominiert der trilakunäre Typus oder der deutlich aus demselben abgeleitete unilakunare mit dreigeteiltem Gefässbündel. Dasselbe kann auch von den Familien auf dem Centrospermenaste gesagt werden. SINNOTTS Annahme hinsichtlich der Trilakunarität als primitives Merkmal bei *Polygonaceae* dürfte daher wohlbegründet sein, und bemerkenswert ist also, dass dieser Zustand bei *Muehlenbeckia*, *Polygonum* (der *Tiniaria*-Gruppe) und *Rumex* (den diöcischen Arten) noch vorhanden ist.

Die früher erwähnte Ungleichheit der Sklerenchymatisierung des Perizykels dürfte ausser den Verwandtschaftsverhältnissen auch die betreffende Organisa-

tionshöhe bezeichnen können. Ebenso wie man in so vielen anderen Fällen die Meinung vertritt, dass eine Spaltung einheitlicher Gewebekomplexe stattgefunden hat, könnten auch die isolierten Sklerenchymstränge bei *Rumiceae*, *Polygonella* und einigen *Polygonum*-Sektionen aus dem kontinuierlichen Sklerenchymmantel bei *Coccoloboideae* und den übrigen *Polygoneae*-Gattungen entstanden sein.

Chemie. Es ist zu erwarten, dass die Pflanzen je näher sie mit einander verwandt sind, desto ähnlicheren Chemismus aufweisen. So sind auch oft bei Verwandten gleiche oder gleichartige Inhaltsstoffe gefunden worden. Selbstverständlich wird dieser Parallelismus zwischen Chemismus und Verwandtschaft auch so gedeutet, dass je ähnlicher der Chemismus zweier Pflanzen ist, sie desto näher mit einander verwandt sind. Die sero-diagnostische Methode ist das beredteste Beispiel dafür.

Bei Anwendung dieser »chemischen Methode» auf systematische Erwägungen muss man aber mit grösster Vorsicht vorgehen, weil identische Inhaltsstoffe oder solche die gleichartige Identitätsreaktionen geben, ebenso gut wie organographische und anatomische Eigenschaften an den verschiedenartigsten Stellen des Pflanzensystems gefunden werden können.

Man weiss seit langem, dass viele Polygonaceen — *Rheum-*, *Rumex-* und *Polygonum*-Arten — Oxymethylanthrachinonglykoside und auch deren Aglucone enthalten. JARETZKY (1925) hat durch Verwendung der BORNTRÄGER'schen Reaktion eine Menge Polygonaceen betreffs des Vorkommens dieser Anthracenderivate untersucht. Im Archiv der Pharmacie gibt er an (1928 S. 612), er habe ca. 2,000 Arten untersucht, was jedoch ein Druckfehler sein dürfte, da die Familie *Polygonaceae* nach ENGLER-GILG (1924) nur ca. 800 Arten umfasst. Von *Rheum* und *Emex* gaben sämtliche, von *Polygonum*, *Rumex*, *Atraphaxis*, *Oxygonum*, *Muehlenbeckia* einige Arten positiven Ausfall der Reaktion. Die übrigen Gattungen zeigten sich in allen untersuchten Arten oxymethylanthrachinonfrei.

Auf seine Beobachtungen gestützt und da er der Ansicht war, dass *Rheum* dem Urtyp der Polygonaceen am meisten ähnelte, glaubte JARETZKY die Annahme machen zu können, dass der Urtypus Oxymethylanthrachinone enthalten hätte und dass von seinen Deszendanten solche im einem gewissen Progressions-(Reduktions-)Stadium die Fähigkeit diese Stoffe zu bilden verloren hätten. Das Vorkommen der Oxymethylanthrachinone wäre also, dem Fehlen dieser Stoffe gegenüber, als eine primitive Eigenschaft anzusehen. Durch diesen Schluss wird JARETZKY auch dazu verleitet, die zwei Gruppen der Coccoloboiden von einander zu trennen. Die Triplarideen placiert er als *Rheum*-Deszendanten, die Coccolobeen als *Polygonum*-Deszendanten.

Die Schwäche dieser Schlüsse sind offenbar.

Die Oxymethylanthrachinone sind bei Pflanzen höchst verschiedenartigen, systematischen Ranges gefunden worden. So sind sie ausser bei den Polygonaceen auch bei Flechten, Leguminosen, Rhamnaceen und Liliaceen vorhanden. Da sie so sporadisch im Pflanzenreiche auftreten können, wie viel eher wird man sich nicht ihr sporadisches Vorkommen innerhalb eines engeren Verwandtschaftskreises denken können, wo doch die Disposition für ihre Entstehung

vorhanden ist. Man muss ausserdem bedenken, dass BORNTRÄGERS Reaktion eine Gruppenreaktion ist, indem nach TSCHIRCH (1917 S. 1364) alle in den Pflanzen gefundenen Oxymethylanthrachinone — es gibt deren sicherlich nicht wenige, allein bei *Rheum* ist eine grosse Anzahl nachgewiesen — bei dieser Reaktion positiven Ausfall geben. Es ist also nicht möglich die verschiedenen Di- und Triderivate oder ihre methylierten oder oxydierten Produkte voneinander zu unterscheiden und sich dadurch eine Vorstellung über die Evolution des Chemismus zu machen.

In Übereinstimmung mit FALTIS' (1906) Untersuchungen über die verschiedenen Alkaloide innerhalb der *Polycarpicae* und *Rhoeadales* könnte man erwarten, dass auch innerhalb der *Polygonaceae* Protostoffe vorhanden waren, aus denen die verschiedenen Arten von Oxymethylanthrachinonen entstanden seien. Diese letztgenannten brauchen also nicht primare Assimilationsprodukte zu sein. JARETZKY (1925, S. 65) glaubt nämlich bewiesen zu haben, dass sie als Assimilationsprodukte während des Tages in den Blättern gebildet und von dort abgeleitet werden. Eine Gruppe von Stoffen, an die man in diesem Zusammenhange unwillkürlich denkt, sind die Gerbstoffe, Glykoside, deren Entstehung und Vorkommen innerhalb der Pflanze von mehreren Forschern (CAVAZZA u. a., siehe CZAPEK 1925, S. 519) mit der Nährstoffsynthese in Zusammenhang gebracht wird. Wenn diese Stoffe auch eine besonders heterogene Sammlung ausmachen und ihre Identifierung mit grossen Beschwerlichkeiten verknüpft ist, so beginnt doch ihre Chemie eine immer festere Gestalt anzunehmen.

Polygonaceae ist eine sehr gerbstoffreiche Familie. DEKKER (1913 S. 137) hat ein Verzeichnis von sechzig Arten aufgestellt, das alle Gruppen der Familie mit Ausnahme von *Eriogonoideae* umfasst. GROSS (1913, S. 321) gibt an, dass alle Polygonaceen Gerbstoffe enthalten. Die Annahme, dass es unter diesen Gerbstoffen einen Protostoff gäbe, der zu Anthrachinonen weiter umgewandelt werden kann, dürfte nicht unwahrscheinlich sein. GILSON (1902) hat bei Rhabarber Glucogallin gefunden, das ein sehr einfach zusammengesetzter Gerbstoff und mit dem von FISCHER synthetisch dargestellten 1-Galloyl β-Glucos identisch ist. Ein Zusammenhang zwischen Gerbstoffen und Anthracenderivaten ist von mehreren Forschern für wahrscheinlich gehalten worden. NIERENSTEIN (1907 S. 4575) erhielt durch Oxydation von Quebrachogerbsäure und Destillation des Oxydationsproduktes mit Zinkstaub Anthracen, das er auch erhielt, wenn das natürliche Phlobaphen der Quebrachogerbsäure derselben Destillation unterzogen wurde. Man könnte sich deshalb denken, dass die Phlobaphene Kernkondensationsprodukte verschiedener Art und vielleicht bisweilen von Anthrachinonnatur wären, in vivo oder postmortal entstanden, auf dieselbe Weise wie in vitro, nämlich durch Kondensation von Oxybenzoësäuren.

In diesem Zusammenhang verdient darauf hingewiesen zu werden, dass auch die Anthocyane mit den Gerbstoffen in Beziehung gesetzt werden. GERTZ (1906) hat eine lange Reihe von Polygonaceen angegeben, bei denen rote Farbstoffe in grösserer oder geringerer Menge vorkommen und die mit Alkali blau gefärbt werden. Es ist mir nicht bekannt, ob irgend einer von ihren Farbstoffen näher untersucht worden ist und sich dabei als Pyronderivat erwiesen hat, wie es bei den von WILLSTÄTTER untersuchten Anthocyanen der Fall ist, aber ich möchte doch hervorheben, dass es auch Anthrachinonderivate gibt,

die wie die Anthocyane durch Alkali blau- und durch Säure rotgefärbt werden. Rufigallussäure, ein Hexaoxyanthrachinon, die bei Kondensation von Gallus- und Digallussäure entsteht, löst sich in Alkali mit blauer Farbe auf.

Ich habe hiermit sagen wollen, dass gewisse Voraussetzungen zur Bildung von Oxymethylanthrachinonen sicherlich bei weit mehr Polygonaceen vorhanden sind, als bei denjenigen für welche JARETZKY diese Stoffe hat nachweisen können. Dass bei einigen diese Fähigkeit realisiert worden ist, braucht sicherlich nicht notwendigerweise zu bedeuten, dass alle diese in direkter genetischer Beziehung zu einander stehen. Das Realisieren dieser Eigenschaft kann wie andere Progressionen disjunkt d. h. unabhängig von einander bei mehreren Urpolygonaceen entstanden sein. Es ist auch nicht ausgeschlossen, dass in den Fällen, wo sie gebildet wurden, ungleichartige solche entstanden sind, deren Unterschiede, die zur Untersuchung näherer Verwandtschaftsverhältnisse verwendbar sein könnten, mit BORNTRÄGERS Reaktion, die ja eine Gruppenreaktion ist, nicht zu Tage treten. Es muss auch hervorgehoben werden, dass der Wert der BORNTRÄGERschen Reaktion nicht völlig klargelegt worden ist. TSCHIRCH, der wie gesagt, behauptet, dass alle natürlichen Oxymethylanthrachinone BORNTRÄGERS Reaktion geben, hebt hervor, dass keine solchen synthetisch dargestellten Stoffe diese Reaktion geben. Einen gleichartigen Fall bildet die Isatinschwefelsäurereaktion des aus Steinkohlenteer dargestellten Benzols. Diese Reaktion beruhte ja aber, wie später nachgewiesen wurde, auf Gehalt von Thiophen. Zu erwähnen ist auch, dass CASPARIS (1917 S. 68) gezeigt hat, dass Blätter von *Cassia auriculata*, trotzdem sie keine Oxymethylanthrachinone enthalten, bei BORNTRÄGERS Reaktion einen derartigen Ausschlag geben, der für ein weniger geübtes Auge als positiver Ausschlag gedeutet werden könnte. Die Rotfärbung ist in diesem Falle nach CASPARIS möglicherweise auf das Vorkommen von Gerbstoffen zurückzuführen.

Bedenklicher als JARETZKYS Zusammenknüpfen der anthrachinonführenden Polygonaceen finde ich

1. dass er aus diesem Grunde Gruppen von einander trennt, die sicherlich zusammenhängen,
2. seine Annahme, dass der Urtypus der Polygonaceen an Anthrachinonen reich gewesen sei.

Da JARETZKY die fünfzählige Hülle als aus der sechszähligen entstanden auffasst, muss er, wenn *Coccoloboideae* als eigene Unterfamilie beibehalten werden soll, *Triplarideae* als Anfangsglied, *Coccolobeae* als abgeleitet betrachten. Da er bei *Muehlenbeckia*, die zu den Coccolobeen gehört, Oxymethylanthrachinone nachgewiesen hat, würde ja nach JARETZKYS Meinung das Eigentümliche eintreffen, dass bei den Coccoloboideen die Schlussglieder, bei den Polygonoideen die Anfangsglieder anthrachinonführend wären. Dies ist mit seiner Ansicht, dass der Oxymethylanthrachinongehalt gleichzeitig mit dem Fortschreiten der morphologischen Progression abnimmt, unvereinbar. Da er ausserdem glaubt bewiesen zu haben, dass *Muehlenbeckia* aus der *Tiniaria*-Gruppe von *Polygonum* entstanden sei, bei welcher Gruppe er auch Oxymethylanthrachinone gefunden hat, stellt er die Coccolobeen zu *Polygonum*, während er Triplarideae zu *Rheum* stellt. Hierdurch erhält er alle Gattungen mit dreizähliger Hülle in einer Gruppe

gesammelt, die er *Trimereae* nennt, und alle mit pseudopentamerer Hülle in der Gruppe *Pseudopentamereae*.

Er lässt also die Zahlenverhältnisse der Blüten ausschlaggebend sein, und sieht von allen übrigen, für die Coccoloboideen gemeinsamen Eigenschaften ab: von der baumartigen Tracht, dem Ruminationsgewebe, dem zusammenhängenden Sklerenchymmantel des Perizykels, Kristallsand und zwei Vorblättern, und vereint *Triplarideae* mit *Rumiceae*, deren Merkmale folgende sind: Kräuter, kein oder nur ein Vorblatt, isolierte Sklerenchymstränge, Nichtvorhandensein des Ruminationsgewebes und des Kristallsandes.

Für seine Auffassung über das Anthrachinonvorkommen bei dem Urtypus hat JARETZKY keinen anderen Grund vorzubringen als den selbstgemachten, dass *Rheum*, welches anthrachinonreich ist, durch sein Blütendiagramm diesem Urtyp am nächsten steht. *Rheum* hat nämlich 5 dreizählige Kreise, und bei mehreren Arten fehlt fakultativ das Dédoublement in dem äusseren Staminalkreise (bei *Rheum nobile* obligat). In dieser Hinsicht würde auch *Pterostegia*, die aber allen Anzeichen nach zu schliessen ein sehr abgeleiteter Typus ist, dem Urtypus gleich nahe stehen, da sie ein Blütendiagramm mit 5 dreizähligen Kreisen hat, von denen der äussere Staminalkreis in der Regel nicht »dédoubliert» ist.

Die in der Nähe von *Polygonaceae* stehenden Familien sind freilich zum Teil sehr gerbstoffreich, aber bei keiner von ihnen sind Anthrachinone gefunden worden, wenn man von ein paar zweifelhaften Fällen absieht: *Juglans cinerea* (TSCHIRCH 1917, S. 1363) zu *Juglandaceae* und *Ardisia fuliginosa* (GRESHOFF-SACK, 1903, S. 127) zu *Myrsinaceae* gehörend, welche Familien, wie die *Polygonaceae*, von METZ und ZIEGENSPECK (1926) an dem Centrospermenaste des Königsberger-Stammbaumes placiert sind.

Dagegen hat JARETZKY (1925, S. 70) Anthrachinone bei *Rumex*-Arten gefunden, die in morphologischer Hinsicht von *Rumex*-Arten, wo keine solchen Stoffen nachgewiesen werden konnten, so wenig abweichend waren, dass nicht davon die Rede sein konnte, sie in verschiedene Gruppen zu stellen.

Dass JARETZKY dessenungeachtet den Urtypus für anthrachinonführend hält, ist sonderbar.

Dagegen konnte die übliche Einteilung der Familie in *Polygonoideae* (mit den Gruppen *Rumiceae* und *Polygoneae*) und *Coccoloboideae* (mit den Gruppen *Coccolobeae* und *Triplarideae*), mit *Eriogonoideae* als ein späteres Glied, zur Annahme eines frühen Vorkommens von Oxymethylanthrachinonen innerhalb der Familie Anlass geben. Das Schema Seite 268 zeigt, wie das übliche System durch diese Annahme auch einen direkten genetischen Zusammenhang zwischen den Typen, die diese Stoffe enthalten, zulässt.

Es ist oben erwähnt worden, dass sich Oxymethylanthrachinone auch bei anderen Familien vorfinden. Dieses Vorkommen ist in einigen Fällen zum Gegenstand systematischer Untersuchungen gemacht worden, welche ältere, auf morphologische Gründe gestützte Gruppierungen rechtfertigten und demnach in diesen Fällen zeigten, dass solch durchgreifende, prinzipielle Umwälzungen, wie sie JARETZKY innerhalb der Familie *Polygonaceae* vorgenommen hat, nicht notwendig sind, um das Fehlen oder Vorkommen dieser Stoffe zu erklären. HEINEMANN hat (1924) *Cassia (Leguminosae)* untersucht und gefunden, dass

die Emodinverhältnisse bei dieser Gattung BENTHAMS morphologische Gruppierung rechtfertigen. MÜNKNER hat (1928) *Aloë (Liliaceae)* untersucht und ein Schema gegeben, das das Vorkommen und Fehlen des Emodins bei den Arten in Hinblick auf ihre Systematik veranschaulichen mag und »das durch die zumeist bestehende Übereinstimmung der auf morphologische Merkmale gestützten Gruppierung BERGERS mit der durch meine Untersuchungen erwiesenen chemischen Verwandtschaft gleichzeitig den Wert der phytochemischen Methode für die systematische Forschung darlegen soll.»

Verbreitung und fossile Funde. In seiner oben erwähnten Anthrachinonarbeit vermutet JARETZKY (1925 S. 78), dass die Urheimat des *Rheum*, »des Anfangsgliedes in der Entwicklung der *Polygonaceae*», das Hochland Zentralasiens ist, dass von dessen Deszendanten beinahe die ganze Gruppe *Atraphaxideae* in Zentralasien geblieben ist, während *Coccoloba-* und *Triplaris-*Arten gegen Süden und Osten, *Oxygonum* nach Südafrika zogen und dass die Gattungen *Rumex* und *Polygonum* sich über die ganze Welt verbreiteten. Über eine bis zu Ende der oberen Kreide existierende Landbrücke wanderte *Muehlenbeckia*, die JARETZKY als aus *Polygonum* entstanden bezeichnet, nach Amerika, wo sie sich später weiter entwickelt habe.

Von alledem ist die Annahme einer frühzeitigen Entstehung der Familie, spätestens in der oberen Kreide, wahrscheinlich richtig. Ebenso dass *Rheum* in Zentralasien entstanden ist.

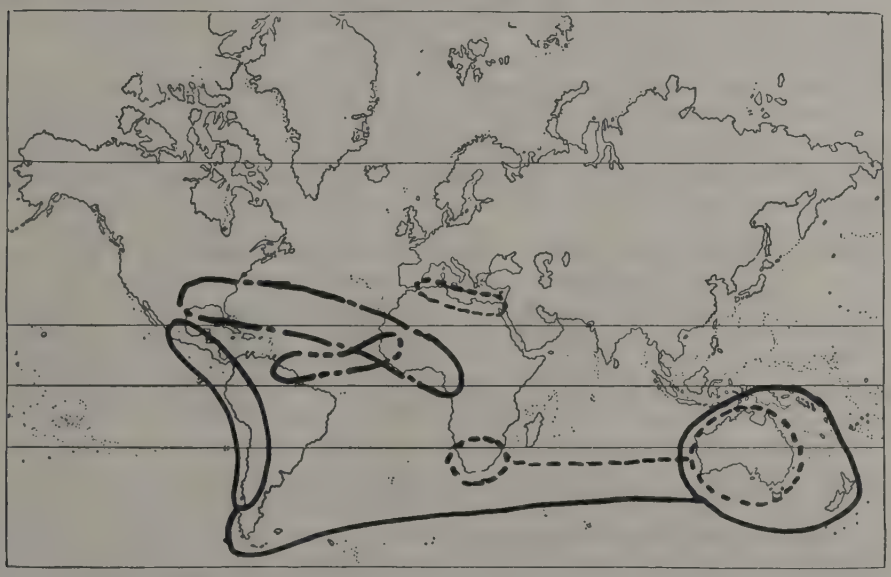
Schon das Vorkommen der Gattungen *Polygonum* und *Rumex* auf der ganzen Welt, von der Arktis zur Antarktis, spricht ja für ein hohes Alter der Familie. Zwar entbehren die Polygonaceen nicht Verbreitungsmittel, sie haben oft sogar sehr effektive solche, aber diese sind sicherlich nicht hinreichlich, um einige, unten besprochene eigenartige Verbreitungen zu erklären. Es liegen hier nämlich derartige Fälle vor, die als Belege für ein hohes Alter einer Familie verwendet werden.

Von Disjunktionen — d. h. Verbreitungen von Verwandtschaftskreisen über mehrere weitgesonderte Teilareale — hat *Polygonaceae* vier besonders eigenartige, die auf Fig. 30 ersichtlich sind. Ich beabsichtige mit dieser Figur nicht die exakten Verbreitungen, sondern nur die Eigenarten der Disjunktionen darzustellen.

Muehlenbeckia ist mit etwa 20 Spezies in Australien, Neu-Guinea, Neu-Seeland, den Salomoninseln, Südamerika und Mexico, *Brunnichia* mit einer Spezies im tropischen Westafrika und 2 Spezies in den südlichen Vereinigten Staaten, *Symmeria* mit einer Spezies in Senegambien und Guyana, *Emex* mit einer Spezies im Mittelmeergebiet und einer Spezies in Südafrika und Australien zu finden.

Verbreitungen, wie die der *Muehlenbeckia* und des *Emex* werden gern in Zusammenhang mit früheren, jetzt verschwundenen Landverbindungen gesetzt. Ob diese nach der älteren Landbrückenhypothese oder nach WEGENERS Landverschiebungstheorie gedeutet werden, ist in diesem Falle nebensächlich. Um gewisse faunistische Funde erklären zu können, muss jedoch eine Landverbindung zwischen Australien, den umgebenden Inseln und Südamerika angenommen werden, aber schon um die Wende der oberen Kreide wurde sie zer-

stört. Betreffs dieser Landverbindungen sagt z. B. v. IHERING (1928 S. 150): »Meine Erfahrungen in der Paläontologie und Geologie der Antarktis haben mir nun gestattet, die Brücke zwischen Patagonien einerseits, Australien und Neuseeland anderseits nachzuweisen, bzw. ihre Annahme zu einer Notwendigkeit zu gestalten.» Diese Verkehrsmöglichkeiten würden die eigenartige Verbreitung der *Muehlenbeckia* erklären und ein Zeichen für das hohe Alter dieser Gattung sein können. Ähnliche Landverbindungen, die das disjunkte Vorkommen des *Emex*. in Afrika und Australien erklären können, sind bis etwas später, etwa bis in das Alttertiär erhalten zu denken. Die Fälle der *Muehlenbeckia* und des *Emex* sind nicht einzelstehende Erscheinungen. Die Landverbindungshypothesen werden sogar durch viele ähnliche Fälle gestützt und be-



Muehlenbeckia ——, Emex – – – –, Brunnichia —.—., Symmeria —..—.

Fig. 30. Die disjunkte Verbreitung von *Muelenbeckia, Emex, Brunnichia* und *Symmeria.*

sonders zugunsten der Verschiebungstheorie WEGENERS hat IRMSCHER (1922, S. 190) ausführliche Zusammenfassungen von verschiedenen Disjunktionstypen gemacht. Von dem *Muehlenbeckia*-Typus nennt er nicht weniger als 13 Gattungsgruppen und 58 Gattungen, von dem *Emex*-Typus 4 bzw. 35.

Die *Brunnichia-Symmeria*-Disjunktion hat IRMSCHER nicht mitgenommen, wahrscheinlich weil er der Ansicht ist, dass hier Verschleppung vorliegt. Selbstverständlich ist es nicht ausgeschlossen, dass auch die Areale der Verbreitung dieser Gattungen Teile eines früher zusammenhängenden Bezirkes sind.

Besser als durch die Verbreitungen können aus den fossilen Funden wichtige Schlüsse betreffs des Alters einer Pflanzenfamilie gezogen werden. Solche von den Polygonaceen wurden nur spärlich gemacht; auch müssen diese, so weit es sich nur um Blattfragmente handelt, mit grossem Vorbehalt aufgenommen werden.

Aus der oberen Kreide ist ein Blatt zu erwähnen (gefunden in Magothyablagerungen in Maryland), das nach der Abbildung zu urteilen, gut charakterisiert erscheint und von BERRY (1916 b, S. 830, Fig. 68) als *Coccolobites cretaceus* beschrieben worden ist. In Ablagerungen der Oberkreide bei Niederschöna in Sachsen hat ENGELHARDT (siehe BERRY 1916 a S. 279) Pflanzenreste gefunden, die er einem *Triplaris*-Typus zuschreibt und *T. cenomanica* nennt.

Aus dem Alttertiär — dem unteren Eozän — stammt die von LESQUEREUX (1872, 1878) in Wyoming gefundene *Coccloba laevigata*. Fehlerhaft gibt JARETZKY in seinen phytopaläontologischen Erörterungen an, dass auch *Coccloba acutangula* und *bilinica* von v. ETTINGSHAUSEN in Nordamerika gefunden worden sind. Diese beiden gehören zu der Tertiärflora (1867 S. 164) des Bilinerbeckens in der Tschechoslovakei. Dagegen meldet BERRY (1916 c, S. 87) von noch zwei aus dem Eozän in Nordamerika herrührenden *Coccolobis*-Arten, die er an anderer Stelle *Coccolobis eolignitica* und *uviferafolia* nennt.

Im Tertiär Bolivias ist *Ruprechtia* gefunden worden (BERRY, 1916 c, S. 87).

Auch *Polygonum* hat schon im Alttertiär existiert, nämlich eine *Polygonum* sp. nach KNOWLTON (1919) im Untereozän vom Yellowstone river. In jüngeren, tertiären Ablagerungen — Miozän und Pliozän — sind die *Polygonum*-Funde zahlreicher:

Früchte v.	*Polygonum tertiarium*	aus	Nordamerika	(KNOWLTON, 1919 S. 439)
»	» *antiquum*	»	d. Schweiz	(HEER, 1859, S. 184)
»	» *cardiocarpum*	»	d. Schweiz	(HEER, 1859, S. 184)
»	» *ottersianum*	»	Spitzbergen	(HEER, 1870, S. 57)
»	» *convolvuloides*	»	Samland	(CONWENTZ, 1886)
Blatt	» *cuspidatum*	»	Japan	(NATHORST, 1888, S. 30)

Dazu kommen

Früchte v. *Fagopyrum pliocenicum* N. W. Europa (E. M. REID 1920 S. 159.)

Erst im aller jüngsten Tertiär — Pliozän — sind — in Europa — rezente Polygonaceen gefunden worden. Aus Studien fossiler Samen und Früchte der pliozänen Ablagerungen Nordwesteuropas haben E. M. und C. REID (1915) die Schlüsse gezogen, dass die pliozäne Flora für Westeuropa, Ostasien und Nordamerika gemeinsam war. REID (1920 S. 155) glaubt ausserdem gezeigt zu haben, »that although the West European Flora was rapidly loosing its Chinese-North-american character through Miocene and early Pliocene times, yet it was still almost entirely an exotic flora».

Es ist interessant zu sehen, wie die erwähnten successiven Ablagerungen Nordwesteuropas eine Zunahme der *Polygonum*- und *Rumex*-Arten (*Rheum*-Spezies wurden nicht gefunden) zeigen. Die Tabelle III ist eine Zusammenfassung aus den erwähnten Arbeiten der beiden REID.

Für Nordamerika sind drei *Polygonum*-Arten aus dem Pleistozän — Anfang der Quartärzeit — zu verzeichnen.

Aus diesen spärlichen Funden ist es ja schwer oder sogar unmöglich sichere Schlüsse zu ziehen. Sie lassen aber die Vermutung über ein hohes Alter des Familientypus — bis in die obere Kreide, möglicherweise noch weiter zurückreichend — zu.

Tabelle III.

	I	II	III	IV
Polygonum convolvulus L.	+	–	+	+
» *lapathifolium* L.	–	–	+	–
» *bellardii* ALLIONI	–	–	+	–
» *minus* HUDSON	–	–	+	–
» *amphibium* L.	–	–	–	+
» *aviculare* L.	–	–	–	+
» *persicaria* L.	–	–	–	+
Rumex acetosella L.	–	+	+	+
» *maritimus* L.	–	–	+	+
» *obtusifolius* HUDSON	–	–	+	+
» *hydrolapatum* L.	–	–	–	+
» *acutus* L.	–	–	–	+

I ist die Pont-de Gailflora (Anfang Pliozän),
II » » Castle Edenflora (Mitte »),
III » » Teglianflora (Obere »),
IV » » Cromerianflora (Ende »).
Die Kreuze geben das Vorkommen an.

Noch schwerer ist es natürlich daraus über das Alter der verschiedenen Gattungstypen oder über deren Urheimaten zu urteilen. Es ist ja nur ein so verschwindend kleiner Teil der Erdoberfläche paläontologisch durchforscht. Zu verzeichnen ist jedoch, dass die ältesten Funde von *Polygonum* und *Coccoloboideae* herrühren, und dass die meisten Funde *Polygonum*-Reste sind.

Auch die Verbreitung der Gattungen für diese Zwecke zu verwenden, ist mit grossen Schwierigkeiten verknüpft. Dafür sind vergleichend geographisch-morphologische Untersuchungen jeder Polygonaceen-Gattung unter Berücksichtigung der oekologischen Ansprüche jedes Typus erforderlich. Meines Wissens sind solche nicht gemacht worden. Für die folgenden Darlegungen habe ich mich der Auskünfte bedient, die DAMMER in ENGLER-PRANTL gibt, ergänzt durch die Angaben im *Index kewensis* (bis 1926).

Die artenreichste (beinahe 200 Spezies) und weitest verbreitete (über die ganze Welt) Gattung ist *Polygonum*, von dem eine oder ein paar Spezies der meisten Untergruppen die ganze nördliche gemässigte Zone oder mehr umspannt. Die meisten Arten sind in Nordamerika heimisch. Auch *Coccoloba* ist sehr verbreitet (im grössten Teil Südamerikas und südlichen Nordamerika) und artenreich (etwa 125 Spezies).

Beinahe über die ganze Welt ist auch *Rumex* mit etwa 100 Arten verbreitet. Auch von dieser Gattung gibt es einige Arten, die eine weite Verbreitung haben: *Rumex acetosella* (nördliche und südliche temperierte und kalte Zone) *Rumex acetosa* (Europa, Asien, Nordamerika, Kap, Chile), *Rumex obtusifolius* (Europa, Kaukasus, Sibirien, Afghanistan, Nordamerika, Brasilien), *Rumex maritimus*. Diese Spezies, mit Ausnahme von *Rumex acetosa*, sind in der Tabelle III zu finden.

Von anderen Gattungen interessieren hier nur *Rheum* und *Oxyria*.

Aus Fig. 31 geht hervor, dass die beiden Gattungen ein augenfällig verschiedenartiges Verbreitungsgebiet haben. Sie finden sich beide in den Hochgebirgen Asiens vor (dem Himalaja und dem Altaigebirge — im weiteren

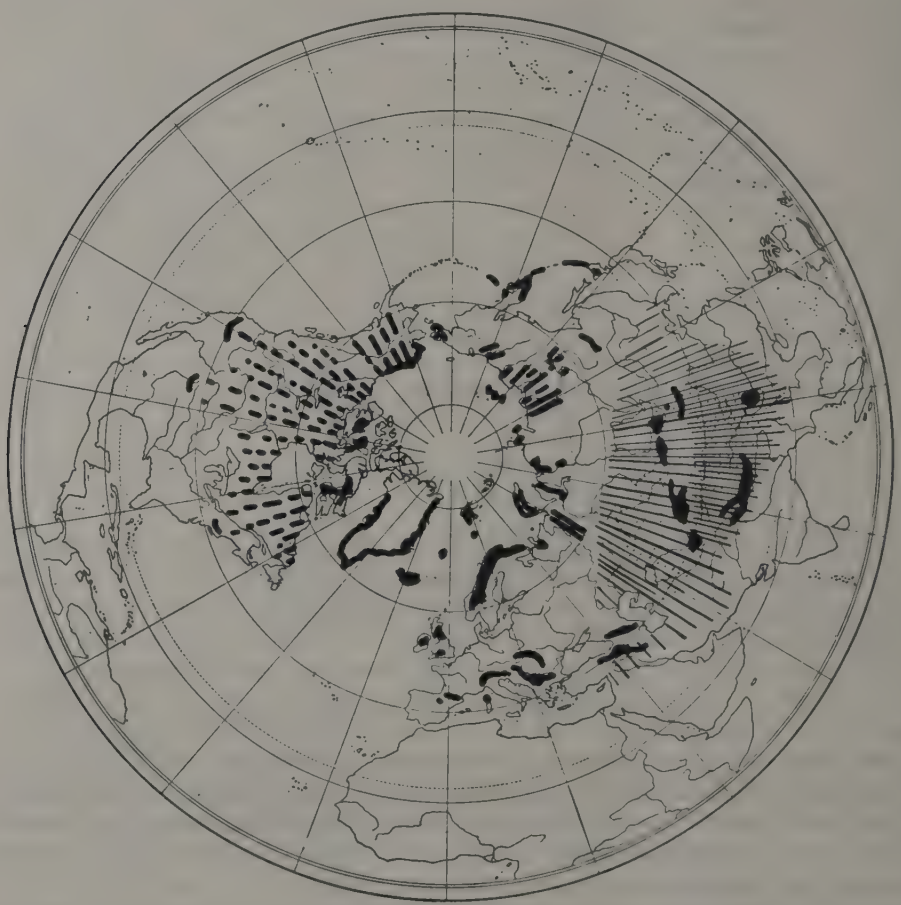


Fig. 31. Die Hauptzüge der Verbreitung der Gattungen *Oxyria* und *Rheum*. Die Verbreitung von *Oxyria digyna*, durch grobe Linien markiert, ist nach einer Zusammenstellung von E. HULTHÉN gezeichnet. Die Verbreitung der etwa 35 Spezies der Gattung *Rheum*, summarisch nach Index kewensis (1893—1926) zusammengestellt, ist durch dünne Linien markiert, deren Dichte ungefähr die rel. Spezieszahl der betreffenden Gebiete angeben soll. Die Hauptmenge der Spezies ist im Himalajagebiet, Tibet und West-China zu finden, weniger zahlreich sind die Spezies in Sibirien, Turkestan und West-Asien. Je eine Spezies dringt nach Korea (*Rheum coreanum*), Süd-Russland (*Rheum tartaricum* bis zur Wolga) und Syrien (*Rheum ribes* bis in den Libanon) vor.

Sinne). In Zentralasien (im östlichen Himalaja) dürften sie auch als Oreophyten, Gebirgspflanzen (DIELS, 1910), aus einem plastischen Urtypus entstanden sein, der zu der über die ganze nördliche Hemisphäre ausgebreiteten arktotertiären Flora gehörte, und zwar gelegentlich der Faltung der Erdrinde, die in der tertiären Zeit zur Bildung der hohen Gebirgsketten Eurasiens führte. Bemerkenswert ist, wie die Lebensverhältnisse, denen sich diese Gattungen angepasst

haben, mit denjenigen übereinstimmen, die der allgemeinen Ansicht nach und laut BAUERS Versuchen mit *Polygonum*-Blüten eine fakultative Vermehrung oder Verminderung der Sektorzahl der Blüte herbeiführen. Die *Rheum*-Arten fordern tiefen und oft humusreichen Boden. Über *Rheum palmatum* schreibt TSCHIRCH: »In Tibet wächst der Rhabarber am üppigsten dort, wo ihn das weidende Vieh düngt, wie bei uns die Rumexarten in der Nähe der Sennhütten». *Oxyria* muss und kann sich mit sehr dürftigen Lebensverhältnissen begnügen. Sie ist infolgedessen einer der äussersten Vorposten der höheren Pflanzenwelt gegen Gebiete mit nivalem Klima und bescheidenen Nahrungsverhältnissen. Durch diese Anpassung hat *Oxyria* weiter nordwärts wandern können als *Rheum*, hat sich über Tundren und längs der Eiskante circumpolär ausbreiten und während der Glacialzeit, dank des südwärts ziehenden Eises, sich nach den Hochgebirgen Europas und Nordamerikas verbreiten können. Dank seiner Anpassung an andere Lebensverhältnisse hat sich *Rheum* über ein mehr zusammenhängendes, aber — vielleicht infolge geringerer Anpassung an Anemochorie — weniger ausgedehntes Gebiet verbreiten können — vom südöstlichen Europa bis nach dem westlichen Ostasien, von Südsibirien bis an den Himalaja. Ich habe diese Annahme über die Entstehung der beiden Gattungen in Zentralasien gemäss den üblichen (DIELS, 1910), auf pflanzen- und paläographische Verhältnisse begründeten Ansichten dargestellt. Es liesse sich aber auch denken, dass *Rheums* Verbreitung aus diesen Gegenden eine sekundäre Verbreitung gewesen wäre, dass *Rheum* früher eine weitere Verbreitung gehabt hätte, dass es aber bei der in der tertiären Zeit eintreffenden beträchtlichen Klimafluktuationen in die asiatischen Hochgebirge getrieben worden wäre und dort einen Zufluchtsort gefunden hätte, da ja eine vertikal vor sich gehende Bewegung schneller zur Befriedigung erforderlicher Klimaveränderungen führt. Zu dieser Auffassung über die Berge Westchinas als eine Freistätte für Repräsentanten der arktotertiären Flora sind REID and REID (1915, S. 15) anlässlich ihrer obenerwähnten Studien gekommen. Die frühere pliozäne Flora Westeuropas findet sich nunmehr im Himalaya und in den Gebirgen Westchinas auf Höhen, zwischen 1500—2000 variierend vor.

Zu ähnlichen Resultaten ist KOMAROW (1908—1909, citiert von REID, 1920, S. 146; die Originalarbeit auf russisch) nach Studien über gewisse chinesische Gattungen gekommen.

Gegen die Annahme, dass die *Rheum*-Arten derartige Gebirgsendemiten, die Reste einer grösseren Verbreitung sein sollten, spricht die Tatsache, dass weder sie, noch Typen, die ihre direkten Deszendanten sein können, in anderen Gebirgen (z. B. in den nord-südgestreckten Kordilleren Nordamerikas) zu finden sind.

Das *Rheum* unserer Tage zeigt im Gegenteil alle Merkmale einer relativ jungen Gattung mit einem zusammenhängenden Verbreitungsgebiet, wo die meisten Arten gegen das Centrum hin gesammelt sind und die Artanzahl gegen die Peripherie zu abnimmt. Bis nach Korea gelangt *Rheum coreanum*, bis zur Wolga *Rheum tartaricum* und nach Syrien (Libanon) *Rheum ribes*. Ferner scheint es in Entwicklung begriffen zu sein mit seiner Tendenz für Bastardierung. Wenn man auch bei der Beurteilung phylogenetischer Probleme unter Zuhilfenahme der Grösse der Verbreitungsgebiete mit Vorsicht verfahren muss, kann man

doch zugeben, dass ein Vergleich betreffs der Verbreitung der beiden Gattungen kaum für ein höheres Alter bei *Rheum* spricht. Vielmehr erhält man den Eindruck, dass etwa solche Verhältnisse vorliegen, wie sie HEILBORN (1923) folgenderweise formuliert: »— — — species of young groups should be found grouped round a centre, representing the place where the evolution of the group originally began, that species of older groups be distributed over large areas, without showing any grouping round the original centre and that, finally, very old groups should show discontinuous distributions».

Viel umstritten ist *Oxyrias* Vorkommen auf Korsika. Diese Insel ist ein von Tyrrhenis fortbestehender Horst, der seit der Miozänzeit von den Westalpen durch einen Meeresgraben mindestens ebenso weit wie heute getrennt gewesen ist, der aber bis in die Mitte der Tertiärzeit durch eine Flachlandsbrücke — jetzt Unterseeschwelle — mit dem südlichen Teil des heutigen Italiens, im Anfang der Quartärzeit auch mit Nordafrika, in Verbindung stand. Aus Gründen, auf die einzugehen ich hier keinen Anlass habe, ist BRIQUET (1901) der Ansicht, dass das Vorkommen von *Oxyria* in den Hochgebirgen Korsikas nur dadurch erklärt werden kann, dass ein zu der pontischen Flora gehörender Flachlandstypus von *Oxyria*, mit grosser Verbreitung, über die genannte Landbrücke Korsika erreicht hat und dort, wie auch auf einen oder einigen anderen Plätzen — also polytop — zur Anpassung an nivales Klima umgewandelt worden ist. Dies muss vor sehr langer Zeit eingetreten sein, da der Flachlandstypus später ganz ausgestorben ist.

Da eine solche polytope Entstehung — auch ENGLER hält sie für möglich — nicht ganz unwahrscheinlich ist (eine andere Erklärung des disjunkten Auftretens von *Oxyria* findet sich bei BROCKMANN—JEROSCH, 1926, S. 1157, vor), ist es interessant, auch in dieser Hinsicht einen Vergleich mit *Rheum* zu machen und zu sehen, wie MAXIMOVICZ diese Gattung in zwei Gruppen einteilte: eine Flachlandsgruppe, *Deserticolae*, und eine Gebirgsgruppe, *Monticolae*. Bemerkenswert ist, dass der Hauptcharakter der ersteren Gruppe der Mangel an laubblattähnlichen Brakteen ist, ganz wie bei *Oxyria*, und dass JARETZKY einen Repräsentanten für diese Gruppe, *Rheum leucorrhizum*, angibt, der sowohl in organographischer (oft Vierzahl in der Blüte) als in chemischer Hinsicht (geringer Oxymethylanthrachinongehalt in den oberirdischen Organen) an *Oxyria* erinnert. Eine zytologische Untersuchung dieser Gruppe wäre höchst wünschenswert.

Ich glaube es ist nicht zu viel gesagt, wenn man behauptet, dass gar keine pflanzengeographischen oder phytopaläontologischen Faktoren dafür sprechen, dass *Rheum* eine der ältesten Polygonaceengattungen ist. Wenn jedoch einige positive Schlüsse aus diesen Faktoren gezogen werden könnten, würden sie eher für ein relativ hohes Alter bei den Gattungen *Polygonum, Muehlenbeckia, Coccoloba, Emex* und *Rumex* sprechen.

Zusammenfassung. Unter den, bei der phylogenetischen Beurteilung verwendbaren, morphologischen, anatomischen und chemischen Eigenschaften gibt es also keine, die für *Rheums* Primitivität sprächen; sie beweisen vielmehr das Gegenteil. Auch die pflanzengeographischen und paläographischen Verhältnisse lassen sich in diesem Sinne deuten.

Es ist also absolut nicht den Tatsachen entsprechend, wenn JARETZKY eine Übersicht über die Bedeutung der Phytochemie für die Systematik mit folgenden Worten (1928 c, S. 612) über seine Untersuchungen der Polygonaceen, endet: »Die chemischen Untersuchungen führten bei strenger Kritik aller bisherigen auf Grund morphologischer und anatomischer Ergebnisse aufgestellten Verwandtschaftsgruppen zu einer Umgestaltung des bisherigen Systems, das nunmehr nicht nur den morphologischen und anatomischen, sondern auch den chemischen Befunden Rechnung trägt. Dass wir in diesem phylogenetischen System den natürlichen Verhältnissen am nächsten kommen, erhellt aus der Tatsache, dass durch neuere karyologische Untersuchungen die mit Hilfe der chemischen Forschung gewonnenen Anschauungen voll bestätigt werden, dass hingegen die ältere Auffassungen auch vom karyologischen Standpunkte aus unhaltbar sind».

Ein mehr detailliertes Aufstellen des Systems der Polygonaceen möge einer künftigen Monographie der Familie vorbehalten sein. Ich will hier nur die grossen Züge desselben skizzieren hauptsächlich mit der Absicht zu zeigen, wie ich mir die Placierung von *Oxyria* und *Rheum* in demselben denke.

Die Urpolygonaceen, schon im Mesozoikum ausdifferenziert, hatten cymöse Blütenstände, zwei Vorblätter, azyklische, pentamere Blüten [P 5, A 5+3, G (3)] mit einer ausgeprägten Tendenz zu Anomomerie, die Griffel waren terminal gestellt, die Narben gefranst, die Samenanlage dorsiventral, möglicherweise anatrop. Die Hüllblätter im postfloralen Stadium gleichartig und aufrechtstehend, der Embryo stark gebogen, Tendenzen zur Rumination des Nährgewebes vorhanden. Das mechanische Skelett hatte als Hauptbestandteil einen zusammenhängenden, perizyklischen Sklerenchymmantel, die Nodstruktur war trilakunar. Anthrachinonderivate waren wahrscheinlich vorhanden.

Durch Ausformung der Rumination in einigen Fällen, durch ihre Unterdrückung in anderen ergaben diese Urpolygonaceen zwei Typen, die Ahnen der beiden Unterfamilien *Polygonoideae* und *Coccoloboideae*. Bei beiden leben einige der Eigenschaften des Urtypus noch in unserer Zeit fort. Innerhalb der *Polygonoideae* dürften die *Pleuropterus*- und *Tiniaria*-Gruppen von *Polygonum*, innerhalb der *Coccoloboideae Muehlenbeckia* und *Antigonon* viele von den Eigenschaften der Urpolygonaceen besitzen. Von jedem der Hauptzweige wurde dann ein Typus abgesondert, wo Hexamerie vorherrschend wurde, die Gruppe *Rumiceae* von dem Polygonoideenzweige, die Gruppe *Triplarideae* von dem Coccoloboideenzweige. Von den auf solche Weise entstandenen vier Zweigen ist es der Rumiceenzweig, der in diesem Zusammenhang interessiert. Ein gemeinsames Merkmal, ausser der sechszähligen Hülle, sind die Sklerenchymstränge. Auf diesem Zweige ist sehr zeitlich *Emex* entstanden, wovon seine eigenartige Verbreitung zeugt. Dieser Typus muss von den Urrumiceen ausdifferenziert worden sein, während bei diesen noch die Griffel terminal gestellt, die Narben gefranst und alle Hüllblätter postfloral gleichwertig und rings um die Frucht aufrechtstehend waren. Später haben die Narben eine laterale Insertation und bei den Hüllblättern die verschiedenen Kreise ungleichen Wert bekommen, der innere allein um die Frucht aufrechtgestellt, der äussere mehr oder weniger nach hinten gebogen, (*Rumex*-Typ), und zuletzt ist zur Frucht-

verbreitung die Frucht selbst mit Flügeln ausgerüstet worden; die inneren Hüllblätter sind noch immer dicht an dieselbe gedrückt *(Rhabarbareae)* und die gefranste Narbe ist entweder beibehalten *(Oxyria)* oder mehr oder weniger knopfförmig *(Rheum)* geworden. Bei diesen beiden letzten Typen hat ausserdem

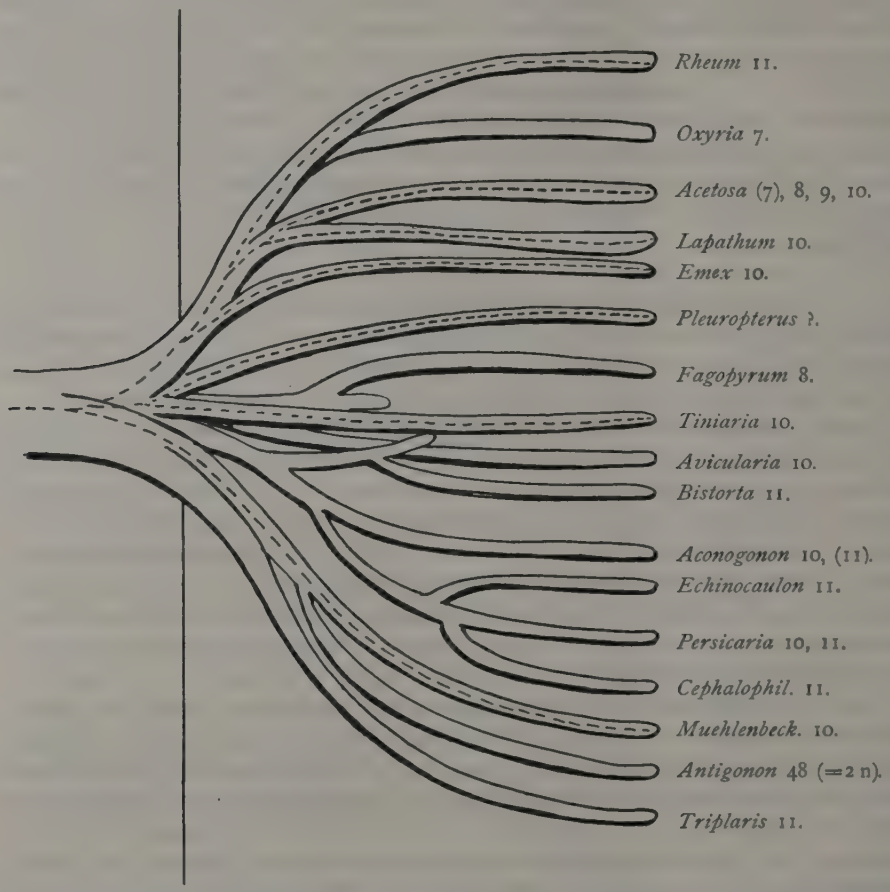


Fig. 32. Die stärksten Äste (mit Ausnahme von dem Eriogonoideen-Ast) an dem Stammbaum der Polygonaceen. Die strichlierten Linien sollen die anthrachinonführenden Typen verbinden. Die Zahlen nach den Namen sind dei Chromosomengrundzahlen.

der Embryo an Grösse abgenommen und ist fast gerade und zentralgestellt worden.

Mit diesem System, Fig. 32, das im grossen und ganzen mit DAMMERS und GROSS' übereinstimmt, sind die morphologischen und anatomischen Progressionen befriedigt. Die Grenzlinie, zwischen Mesozoikum und Kenozoikum, ist nur gezogen, um das Auftreten der Familie in der Kreide zu zeigen. Wie aus der punktierten Linie ersichtlich ist, die diejenigen Typen verbinden soll, bei denen JARETZKY Anthrachinone gefunden hat, kann auch nach diesem System Kontinuität zwischen denselben erreicht werden.

Zuletzt noch einige Worte betreffs der Annahme über die Grundzahl von *Rheum* (n = 11) als primitive Grundzahl für die ganze Familie.

Bis jetzt sind innerhalb der Familie folgende Grundzahlen gezählt worden (JARETZKY 1928 a, S. 478).

11 bei *Rheum* (12 Arten), *Triplaris* (1) *Polygonum* (Sektion *Bistorta* 6, *Cephalophilon* 6, *Amblygonon* 1, *Tovara* 2, *Persicaria* 4, *Aconogonon* 1). Bei der *Pleuropterus*-Gruppe gibt JARETZKY die diploiden Zahlen für drei Arten an; von diesen sind aber zwei, *Polygonum compactum* und *P. sacchalinense*, mit »n = circa 44» und *Polygonum cuspidatum* mit »n = 88?» bezeichnet. Betreffs der Zahlen in den diploiden Kernplatten bei *Polygonum sacchalinense* sagt JARETZKY (1928 a, S. 431): »Die Chromosomen sind in ihrer Grösse recht verschieden, zudem berühren sie sich an einem Ende so stark, dass man in einigen Fällen im Zweifel ist, ob man ein grosses gebogenes oder zwei kleine, sich an den Enden berührende Chromosomen vor sich hat. Die Zählungen schwanken daher ausserordentlich. Die Zahlen unter 40 habe ich sofort unberücksichtigt gelassen. 40 Chromosomen glaubte ich bei 4, 41 bei 5, 42 bei 7, 43 bei 2, 44 bei 5, 45 bei 2 und 46 bei einer Chromosomenplatte gezählt zu haben». Nicht besser erging es ihm betreffs *Polygonum compactum*. Er sagt: »Viele Polplatten wurden durchgemustert, aber zu einem sicheren Ergebnis bin ich nicht gekommen. Die diploide Zahl dürfte aber wahrscheinlich 44 betragen». Noch unsicherer ist seine Angabe über *Polygonum cuspidatum* (l. c. S. 432): »Es muss einstweilen zweifelhaft bleiben, ob wir diploid 80 oder 88 Chromosomen bei *P. cuspidatum* haben, wenngleich ich selbst mehr dazu neige, 88 Chromosomen anzunehmen».

10 bei *Emex* (2 Arten), *Rumex* (Sektion *Eulapathum* 24, Sektion *Acetosa* 5), *Muehlenbeckia* (3) *Pleuropteropyrum* (1), *Polygonum* (Sektion *Tiniaria* 4, *Avicularia* 5, *Aconogonon* 5, *Persicaria* 3). Daneben behauptet JARETZKY, die 10-Zahl auch bei *Antigonon leptopus* gefunden zu haben. Auch die Untersuchung dieses Materiales, das sich als schlecht fixiert erwies, bereitete ihm gewisse Schwierigkeiten und er hat ziemlich variierende Zahlen gefunden, nämlich 37, 38, 39 und 40, aber nie mehr als 40. »Unter Berücksichtigung der Tatsache, dass die Arten der nahe verwandten Sektion *Tiniaria* einen 10-Chromosomensatz besitzen, dürfen wir wohl mit grosser Wahrscheinlichkeit den diploiden Chromozomensatz von *Antigonon leptopus* Hook. et Arn. auf 40 festsetzen». Ich habe Wurzelspitzen aus Samen von *Antigonon leptopus* untersucht, die von S. K. H. DEM SCHWEDISCHEN KRONPRINZEN im Jahre 1926 von Honolulu heimgebracht und später in dem Bergianischen Garten gezogen wurden. Ich habe in ihren Kernplatten durchgehend 47—48 Chromosomen gefunden. Ob hier 8 oder 12 als Grundzahl anzunehmen ist, kann selbstverständlich noch nicht entschieden werden.

9 bei *Rumex versicarius* (ONO, 1928, S. 533). JARETZKY hat hier jedoch 2 n=20 gezählt.

8 bei *Fagopyrum* (6 Arten), *Rumex* (Subsektion *Bucephalophorus* 1, Sektion *Acetosa* ♂ 7).

7 bei *Rumex* (Sekt. *Acetosa* ♀ 7, Sektion *Acetocella* 1), *Oxyria* (2) *Koenigia* (1).

Bei *Coccoloba diversifolia* hat JARETZKY 2 n=ca 200 gefunden. In Wurzelspitzen von *Coccoloba uvifera* L. habe ich ungefähr 80 Chromosomen gezählt.

Eine erwähnenswerte, von den übrigen abweichende Zahl, 2 n=ca. 34, hat SUGIURA (1928, S. 509) bei *Persicaria (Polygonum) Thunbergii* gefunden.

Ich habe diese Zahlen in das obenerwähnte Schema (Fig. 32) eingetragen. Aus diesem geht hervor, dass die 10-Zahl mit ebenso grossem, wenn nicht sogar mit noch grösserem Recht als die 11-Zahl für die ursprüngliche gehalten werden kann, von der die übrigen abgeleitet worden sind. Diese Zahl findet sich zudem bei den meisten Gattungen vor, für die Chromosomenzahlen bekannt sind. Sie charakterisiert auch die, meiner Meinung nach, primitivsten Typen: *Polygonum* (zum Teil), *Emex*, *Rumex*, *Muehlenbeckia*.

Mit wie gekünstelten Mitteln JARETZKY seine Theorie über die 11-Zahl als die primitive Zahl bei *Polygonum* zu stützen sucht, geht aus folgendem hervor: Für die Subsektionen *Trigyna* und *Digyna* der *Persicaria*-Gruppe von *Polygonum* hat er n = 10 bzw. n = 11 gefunden. Deswegen muss er den *Trigyna*-Typ als aus dem *Digyna*-Typ entstanden ansehen. Da aber dieser seinerseits aus einer früheren Form mit 3 Fruchtblättern entstanden sein muss, da ja die Urpolygonaceen mit dieser Anzahl Fruchtblätter ausgerüstet waren, nimmt also JARETZKY hier einen Umwandlungsgang 3—2—3 an, den er betreffs der Hüllblätter 6—5—6 für ausgeschlossen hält (1925, S. 79).

Ebenso hat JARETZKY Schwierigkeiten, wenn er die Verwandtschaftsverhältnisse innerhalb der Gruppe *Aconogonon* erklären soll, die wegen ihrer rispenartig zusammengestellten lockeren Thyrsen als ursprünglich angenommen wird. GROSS, der die Gattung *Polygonum* in mehrere Gattungen geteilt hat u. a. *Persicaria*, aus den Gruppen *Aconogonon*, *Persicaria*, *Amblygonon*, *Cephalophilon*, *Echinocaulon* bestehend, meint sogar, dass sich höchst wahrscheinlich von *Aconogonon* die übrigen Sektionen dieser Gattung (*Persicaria* GROSS) entwickelten. Dies stimmt nach JARETZKY mit dem Vorkommen von n=10 bei *Aconogonon* wenig überein, da für die übrigen Sektionen, die von GROSS mit *Persicaria* vereint wurden und für die Chromosomenzahlen gezählt sind, n = 11 gefunden wurde, ausser bei *Persicaria*, wo auch n=10 (siehen oben) ist. »Ob wir», sagt JARETZKY, (l. c. S. 473), »für die Sektionen der Gattung *Persicaria* (GROSS) einen monophyletischen Ursprung annehmen können, wie es GROSS vorschlägt, muss nach den vorliegenden Chromosomenuntersuchungen zweifelhaft erscheinen, da gerade die vermeintlichen Ausgangssektionen für die Entwicklung reichlich mit 10-chromosomigen Formen gesegnet sind, während die Entwicklung über *Persicaria* zu *Cephalophilon* wieder zu 11-chromosomigen Typen führt.» Dieser wie der vorige Fall findet seine einfachste Erklärung durch die Annahme von 10 als ursprüngliche Zahl für *Polygonum*. Von den übrigen Sektionen der Gesamtgattung *Polygonum* werden auch *Avicularia*, *Tiniaria* und *Pleuropterus* als ursprünglich angesehen (betr. *Pleuropterus* siehe oben), während *Bistorta* mit n = 11 als abgeleitet betrachtet wird.

Da die Schwierigkeiten so gross sind und die Möglichkeiten Irrtümer zu begehen so nahe liegen, wenn es gilt auch nur innerhalb einer Gattung den Entwicklungsgang zu rekonstruieren, um wieviel schwerer muss dann nicht die Beurteilung verschiedener Gattungen oder Gattungsgruppen sein. Die Arbeiten, die Chromosomenzahlen im Dienste der Systematik benützen, beschränk-

ten sich anfangs auf Gattungen (*Rosa* von TÄCKHOLM, 1922, *Carex* von HEILBORN, 1924 und *Senecio* von AFZELIUS, 1924, um einigen der ersten zu nennen), später haben einige Forscher Gattungsgruppen und sogar Familien behandelt (*Nymphaeaceae* von LANGLET und SÖDERBERG 1927 ebenso wie die hier diskutierte Arbeit *Polygonaceae* von JARETZKY, der auch auf ähnliche Weise *Cruciferae* [1928 c] behandelt hat). TISCHLER ist der erste (1928), der sich an einer Diskussion der Verwendung der Chromosomenzahlen in der Gross-Systematik versucht hat. In dieser seiner Abhandlung diskutiert er die Beziehungen zwischen den Grundzahlen bei den Familien des Centrospermenastes des vielumstrittenen Königsberger serodiagnostischen Stammbaumes (METZ und ZIEGENSPECK, 1926) und den Plätzen dieser Familien auf dem Ast. Dabei hat er auch JARETZKYS Hypothese von 11 als primärer Grundzahl innerhalb der Fam. *Polygonaceae* aufgenommen. Und doch zeigt er gleichzeitig, dass alle, nicht allzu abgeleiteten Familien des Astes unterhalb der *Polygonaceae*, die Grundzahlen 6 und 7 haben (dieselben wie die Familie des Hauptstammes, *Berberidaceae*, von deren Nähe der Ast ausgeht) und dass die meisten Familien oberhalb der *Polygonaceae* die Grundzahlen 5, 6, 7, 8 haben. Von 11 als Grundzahl innerhalb der Familien des Astes sagt er: »Dass die Zahl 11 als sicher abgeleitet bei *Primula*» (deren Familie sonst die Zahlen 5, 6, 7, 9 aufweist) »gezählt ist, ist gleichfalls von Interesse. 11 und 25, ein Multiplum von 5, sind aber die einzigen Zahlen, welche wir für die Lentibulariaceen kennen, die METZ im Gegensatz zu ENGLER—GILG und v. WETTSTEIN mit den Primulaceen in enge Verbindung bringt». »Bei den Betulaceen ...» sagt er weiter, »sind die vorhandenen Gattungen anscheinend konstant in ihren Arten auf die Zahlen 8 und 14, somit die Mittelzahl 11 festgelegt. Es wäre leicht, die 11 als (8+14)/2 zu deuten und darauf aufmerksam zu machen, dass diese Spitzenzahl sich offenbar bei allen Fagaceen vorfindet». Von den beiden *Fagales*-Familien steht *Betulaceae* nahe dem Hauptast unterhalb der *Fagaceae,* die eine Spitzenfamilie ist.

Von denjenigen Astfamilien, bei denen bisher die Elfzahl gezählt worden ist, bleibt nur die Familie *Polygonaceae* übrig, die auch dem Hauptast nahe steht. Nur bei dieser Familie sollte diese Zahl primär sein!

Bloss für die *Polygonaceae* sollte kein Anhaltspunkt durch die Chromosomenverhältnisse des Astes zu erhalten sein! Nur die Urpolygonaceen sollten also Zahlen gehabt haben, die von denen der übrigen nahestehenden Familien des Astes abweichend waren.

Im »Botanischen Archiv» bespricht METZ (1928) TISCHLERS Erörterung und es ist ihm eine besondere Genugtuung, dass TISCHLER den Centrospermenast gewählt hat, dessen Beurteilung gerade den grossen Unterschied zwischen seiner und der ENGLER—WETTSTEIN'schen Theorie ausmacht. Er konstatiert mit Freude, dass TISCHLERS Raisonnement seine Ansicht stützt, und zwar dass dieser Ast von dem Hauptstamm in der Nähe von *Berberidaceae* ausgeht und dass an seiner Spitze u. a. die zu den Amentalen gehörenden Familien stehen.

»Damit ist», sagt er (l. c. S. 576) »die Verknüpfung der neuen Systematik mit der Karyologie und Vererbungsforschung vollzogen; die systematische Forschung ist durch ein neues, offenbar sehr wichtiges und tiefe Einblicke ge-

währendes Kriterium für die Erkennung von Verwandtschaften bereichert und ein neuer Weg zur Erkenntnis uns gegeben.» Aber kurz vorher hat er vor einer einseitigen Beurteilung der karyologischen Eigenschaften gewarnt: »Nur induktiv, durch Vergleich mit bereits bestehenden, auf anderem Weg ausgearbeiteten Systemen kann eine Antwort auf diese Frage gesucht werden».

Auch in den chromosomalen Verhältnissen innerhalb der Familien des Centrospermenastes findet also JARETZKY keine Stütze für seine Annahme, dass 11 die primäre Grundzahl in der Familie *Polygonaceae* ist.

Wahrscheinlicher ist dies eine niedrigere Zahl.

In der oben erwähnten serologischen Untersuchung über die Verwandtschaftsverhältnisse innerhalb der Familien des Centrospermenastes hat BITZEK als Repräsentanten der *Polygonaceae Rheum, Polygonum* und *Fagopyrum* benützt (welcher Arten er sich dabei bedient hat, nennt er ebensowenig wie bei den übrigen untersuchten Gattungen). Infolge gefundener Reaktionen hat er diese drei Gattungen auf die Weise placiert, wie aus der Fig. 33 zu ersehen ist.

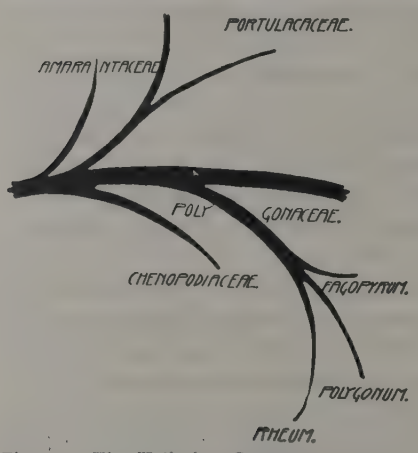


Fig. 33. Ein Teil des Centrospermenastes nach BITZEK (1928).

Aus derselben Figur sollte hervorgehen, dass *Fagopyrum* in auf serologischem Wege bestimmbarer Verwandtschaft den Urtypen näher, *Rheum* dagegen ferner steht, als *Polygonum*. *Fagopyrum* hat n=8, *Polygonum* n=10, *Rheum* n=11.

Wie auch betreffs anderer Eigenschaften ein Typus in einer Hinsicht, ein anderer in einer anderen Hinsicht, einen ursprünglichen Ckarakter beibehalten kann, ebenso ist es natürlich nicht ganz ausgeschlossen, dass diese 8-Zahl bei *Fagopyrum* in genetischer Hinsicht den Urpolygonaceen näher stehen könnte, als die 10- und 11-Zahlen. Dies um so eher, als die 8-Zahl auch bei *Rumex* gefunden wurde (bis jetzt bei dem freilich abgeleiteten *Rumex bucephalophorus*, aber auch in der Chromosomengarnitur des trilakunaren und beinahe über die ganze Welt verbreiteten *Rumex acetosa*). *Antigonon leptopus*, bei dem ich 2n=48 (JARETZKY 2n=40) gezählt habe, kann ja eine hexaploide Art sein, die aus einer Stammform mit n=8 entstanden ist.

JARETZKY diskutiert auch die Möglichkeit einer Chromosomenzahlevolution in der entgegengesetzten Richtung, also von den niedrigeren Zahlen zu den höheren. Dies wird aber mit einigen Zeilen abgefertigt unter Hinweis auf die Ungleichheit zwischen den Typen, die 7 und 8 als Grundzahlen haben; einander ähnlicher sind die, welche n=10 haben, aber am ähnlichsten sind doch die mit der Grundzahl 11. Durch Hinweis auf einen bestimmten Abschnitt der Abhandlung, geht hervor, dass er diese Beurteilung der verschiedenen Typen unter Zuhilfenahme der für die betreffenden Gattungen bezeichnenden Abweichungen der ordentlichen Zahlen in der Blüte durchgeführt hatte.

Als Schlussresultat meiner Erörterung möchte ich behaupten, dass die

ursprüngliche Zahl der Polygonaceen nicht 11 sondern eine niedrigere Zahl gewesen ist. Die Zahl 10 muss aus statistischen, vor allem aber aus systematischen Gründen der 11-Zahl vorgezogen werden, aber es ist auch nicht ausgeschlossen, dass eine niedrigere Zahl die ursprünglichste gewesen ist.

Von den Kräften, die bei der Umwandlung von Chromosomen oder Chromosomengarnituren ihr Spiel treiben, wissen wir nur wenig. Und das trotzdem wir sagen können, »dass wir durch die experimentellen Tatsachen» (Beobachtungen über Störungen der Mitosis und vor allem der Meiosis durch Einwirkung von Narcotica, veränderten Temperaturen, mechanischen Eingriffen nebst dem Zustandekommen von neuen Sippen mit abgeänderten Chromosomenzahlen durch Bastardierung) »sehr viel näher zu einer experimentellen Wiederholung oder Nachahmung eines der Prozesse gelangt sind, die zur Artbildung führen können». (ROSENBERG, 1928.) Auch betreffs der Lebensfähigkeit solcher Sippen in der Konkurrenz weiss man wenig. Euploide Formen zeigen sich den diploiden Stammformen mehr ähnlich als die aneuploiden; das Gleichgewicht der Erbanlagen wird nicht durch Multiplizierung der Chromosomen gestört, was dagegen der Fall ist, wenn durch Non-Disjunktion oder anderswie das gerade Multiplum einen Überschuss oder Verlust an einem oder mehreren Chromosomen erfährt. »Aneuploids with extra chromosomes, »hyperploids», are of common occurrence, but the corresponding »hypoploids» are comparatively rare; the loss of a chromosome seems to cause a more serious »unbalance» than does the gain of one». (SHARP, 1926.) Da aber die Entwicklung selbstverständlich nicht nur durch Erweiterungen der Chromosomenzahl erfolgt, sondern auch durch Verminderungen derselben, sicherlich oft durch Chromosomenkopulation, in welchem Falle trotz verminderter Chromosomenzahl keine Erbanlagen verloren gehen würden, dürfte HEILBORNS Schluss (1923), »if the chromosome numbers of a group of allied species — endemics and wides — be determined, the endemics must be supposed to have, on an average, higher chromosome numbers than the wides», voreilig sein, ebenso wie seine Angabe, dass »species with (multiple) numbers are younger than those with low numbers», indem ja dies voraussetzen würde, dass in bestimmten Zeitintervallen eine Verdoppelung erfolge oder dass es die Chromosomenzahl sei, die die Art mache. Ebenso unwahrscheinlich erscheint JARETZKYS Annahme, dass innerhalb einer ganzen Familie — *Polygonaceae* — nur eine Diminution der Chromosomensätze stattgefunden habe. Ehe irgendwelche Gesetzmässigkeiten in der Evolution der Chromosomenzahlen entdeckt worden sind — z. B. das Abwechseln von Perioden des Multiplizierens der Genomen mit Perioden der Diminution derselben —, muss man wohl annehmen, dass ein von Zufällen abhängendes, verhältnismässig regelloses Pendeln vor sich geht. Auch wenn zwei nicht allzu gleichartige, aber doch verwandte Pflanzentypen, zwischen denen keine augenfälligen Zwischenformen bekannt sind, ziemlich verschiedene Chromosomenzahlen haben, so ist es unmöglich oder höchst unsicher, darüber entscheiden zu wollen, auf welche Weise die Chromosomenzahlumwandlung vor sich gegangen ist, ebenso wie es betreffs einer organischen Verbindung, von deren Herstellung nichts bekannt ist, über die Reihenfolge bei Einführung der Substituenten sich nur gewisse Vermutungen in Übereinstimmung mit den Substitutionsregeln o. dgl. aufstellen lassen.

So liegen die Verhältnisse bei *Oxyria* und *Rheum*.

Aber auch wenn die Chromosomengrundzahlen die gleichen sind, so braucht dies kein Zeichen für eine direkte genetische Beziehung sein. Da doch so wenig Zahlen im allgemeinen als Grundzahlen in Frage kommen, und da also viele Möglichkeiten vorhanden sind, dass Evolutionen von verschiedenen Seiten zu derselben Zahl führen können, sind gleichzählige Chromosomensätze nicht so bedeutungsvolle Indikatoren der Verwandtschaft wie andere Eigenschaften. So haben *Oxyria* und *Koenigia* 7 als Grundzahl, *Rheum* und *Triplaris* 11, aber von diesen vier Gattungen sind *Oxyria* mit $n = 7$ und *Rheum* mit $n = 11$ den übrigen Eigenschaften nach am nächsten verwandt.

Etwas günstiger erscheinen die Möglichkeiten, wenn die Morphologie der Chromosomengarnituren bei den Vergleichen herangezogen werden können.

VI. Zur Frage der Stellung der Eriogonoideen den übrigen Polygonaceen gegenüber.

Zur Frage der verwandtschaftlichen Beziehungen der Gattung *Oxyria* gehört gewissermassen auch die Frage der Stellung der Eriogonoideen den übrigen Polygonaceen gegenüber. DAMMER vermutet nämlich (1891, S. 23), »dass zu *Oxyria Koenigia,* welche mit ihr den gleichen Verbreitungsbezirk teilt, in genetischer Beziehung steht und den Ausgangspunkt zu der amerikanischen Reihe *(Eriogoninae)* bildet».

Obgleich die verschiedenartigen organographischen Eigenschaften gegen einen nahen genetischen Zusammenhang zwischen den beiden Gattungen *Oxyria* und *Koenigia* sprechen, und obgleich es infolgedessen schwer ist zu bestimmen in welchem Zusammenhang die 14-Zahl bei *Koenigia* mit der 7-Zahl bei *Oxyria* steht — möglicherweise oder wahrscheinlich kann es als ein Ergebnis zufälliger oder numerärer Euploidie betrachtet werden — ist es natürlich nicht ausgeschlossen, dass hier ein Fall genetischer Euploidie vorliegt. Die Ähnlichkeit der Verbreitung beiden Gattungen ist immerhin, wie DAMMER sagt, augenfällig.

Auch *Koenigia* dürfte aus dem östlichen Zentralasien stammen. Durch Anpassung an äusserst bescheidene Lebensverhältnisse, an nivales Klima, hat auch sie eine circumpolär arktische und subarktische Verbreitung erhalten. Dass sie in den Gebirgen Südeuropas nicht vorkommt, könnte ja darauf zurückzuführen sein, dass sie während der Eiszeit nicht unter den Pflanzen war, die so weit nach Süden vordrangen, es liesse sich aber auch denken, dass sie in diesen Gegenden später ausgestorben ist. Es gibt arktische Pflanzen — z. B. *Ranunculus pygmaeus* —, die nur als eine Seltenheit in den Alpen vorkommen.

Auch PERDRIGEAT (1900 Pl. 1) ist der Ansicht, dass *Oxyria* zwischen den Rumiceen und den Eriogoneen steht, aber in seinem Schema ist *Koenigia* als ein Endglied der Eriogoneen placiert.

Von mehreren Forschern, z. B. von JUEL, der (1888) *Koenigia* organographisch untersucht hat, ist sie als eine sehr abgeleitete Gattung der Polygoneen betrachtet worden. *Koenigia* zeigt gewiss auch mehrere Merkmale einer weit getriebenen Reduktion.

Man könnte beinahe versucht sein, in Übereinstimmung mit neolamarckistischen Ansichten, anzunehmen, es seien die bescheidenen Lebensverhältnisse gewesen, die *Koenigia* ihr Gepräge aufgedrückt hätten. Bei seinen Versuchen, die Einwirkung gewisser Nahrungsverhältnisse auf die Sektorzahlveränderung in Blüten von *Polygonum lapathifolium* nachzuweisen (und zwar durch eine Anordnung, die schnellen Verbrauch der Nahrungsmittel in Stamm und Blättern herbeiführte, wodurch die Blüten nur geringe Nahrung erhalten konnten) erhielt BAUER (1922) »Diagramme mit 4-zähligem Perigon, sogar ein solches mit 3-zähligem, das an *Koenigia islandica* L. erinnert. - - - Dass es sich bei letzterer Form um eine erblich gewordene Reduktionserscheinung handelt, wird um so wahrscheinlicher, wenn man bedenkt, dass dieses unscheinbare Pflänzchen unter äusserst bescheidenen Verhältnissen wächst».

Die Annahme *Koenigia* sei der Vermittler des Überganges zwischen den Eriogonoideen und den Polygonoideen wird also abgelehnt, ja, es ist in letzterer Zeit in Frage gesetzt worden, ob die Eriogonoideen als Angehörige der Polygonaceen beizubehalten seien oder nicht.

Der Mangel an Ochrea und die racemöse Natur der Blütenstände bei den Eriogonoideen — charakteristisch für die Polygonaceen ist, dass sie Ochrea und cymöse Infloreszensen besitzen — machen BAUER (1922, S. 292) darüber unschlüssig, ob die Eriogonoideen immer noch als eine Unterfamilie mit den Polygonaceen zusammengefasst, oder ob sie — was er für richtiger hält — als selbständige Familie aufgestellt werden sollen. Und dies um so eher, als er meint auch embryologische Verschiedenheiten gefunden zu haben. Darüber sagt er (S. 291): »Die Blütenentwicklung ist allerdings mit der von *Rheum* identisch. Doch zeigt der Bau der Samenanlagen wieder bedeutende Unterschiede. Der Nuzellus aller von mir auf Mikrotomschnitten untersuchten Polygonaceen weisst eine äussere Zellschicht auf, die sehr plasmareich und nach GOEBEL als Epithel zu bezeichnen ist. Während nun die Zellen des Nuzellus durch die Bildung des Embryo und des Endosperms resorbiert werden, bleibt diese Schicht inhaltsreich und wird nicht aufgebraucht. - - - Bei *Eriogonum* ist wohl auch wie bei *Polygonum* die Samenanlage atrop, aber das Epithel gehört hier nicht dem Nuzellus, sondern dem inneren Integument an» (aus BAUERS Figur geht hervor, dass es aus der inneren Epidermis des inneren Integuments besteht) »und wird mit der Bildung des Endosperms resorbiert und obliteriert».

JARETZKY (1925) ist auch zu einer ähnlichen Ansicht geneigt, da er bei keinem einzigen Repräsentanten der Eriogonoideen Oxymethylanthrachinone gefunden hat.

Um zur Entscheidung dieser Fragen — über die Stellung der *Koenigia* und der *Eriogonoideen* — beizutragen habe ich auch *Koenigia* embryologisch untersucht; ebenso *Pterostegia drymarioides* FISCH. et MEY., eine Eriogonoidee, die sowohl nach DAMMER (1891, S. 9) als auch nach PERDRIGEAT (1900, Pl. 1) mit *Koenigia* nahe verwandt ist, und *Polygonum orientale* und *perfoliatum*, die zu der Gattung gehören in deren Nähe *Koenigia* von anderen Forschern gestellt wird.

Die embryologische Entwicklung bei *Koenigia* hat HAGERUP (1926) geschildert, die der *Polygonum* HOFMEISTER (1849), STRASBURGER (1878), WOODCOCK (1914), SOUÈGES (1919) und LONAY (1922).

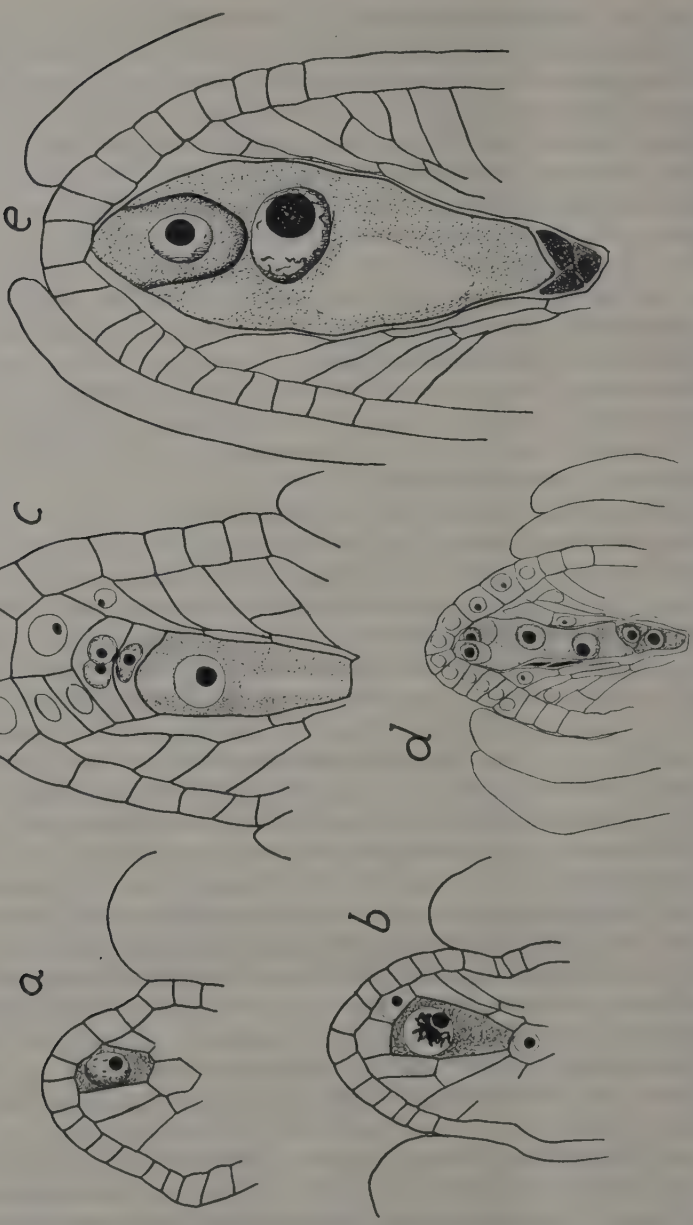


Fig. 34. *Koenigia islandica*. a Primäre Archesporzelle, b EMZ in Synapsis, c T-Tetrade, d Noch nicht fertiger ES. Eine Synergiden- und eine Antipodenzelle liegen im angrenzenden Schnitte. e Befruchtungsreifer ES. a, d und e = 1 000 × 2/3, b = 2 250 × 2/3, c = 1 700 × 2/3.

Die frühe Entwicklung der Blüte dieser Spezies erfolgt in derselben Weise wie bei *Oxyria*. Dasselbe gilt für die von den primären Mikroarchesporzellen abgeteilten, parietalen Zellen. Dagegen werden die sekundären Archesporzellen, von denen *Koenigia*, *Pterostegia* und *Polygonum perfoliatum* nur eine geringe Anzahl (2—4) haben, direkt zu Pollenmutterzellen, was bei *Oxyria* nicht der Fall ist. Dies hatte zur Folge, dass ich bei den spärlich vorkommenden Tei-

lungen keine Stadien fand, die ein exaktes Feststellen der Chromosomenzahlen dieser Arten erlaubten. Für *Koenigia* fand ich aber die Zahl c:a 13—14. *Polygonum orientale* dagegen hat in jedem Pollenfach eine freilich einfache aber doch ziemlich lange Reihe von Sporenmutterzellen, deren Metaphaseplatten aus 11 Gemini bestehen. Die Pollenkörner, die durch Furchung gebildet werden, sind dreikernig.

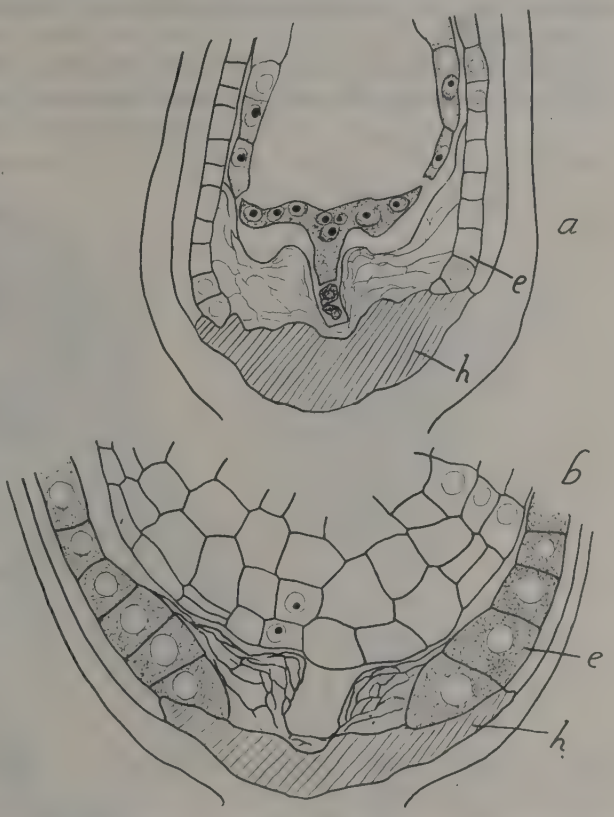


Fig. 35. *Koenigia islandica*. Entwicklung des Endospermes. e = Epidermis des Nuzellus, h = Hypostase. 1 300 × 2/3.

Man könnte durch HAGERUPS Schilderung die Auffassung erhalten, dass der Embryosack bei *Koenigia* nach dem *Lilium*-Schema entsteht. Er sagt: »Den hunlige Archesporcelle anlægges eet Cellelag under Aegkroppens Epidermis; den videre Udvikling foregaar meget hurtigt paa sædvanlig Maade. Der dannes ved fortsatte 2-Delinger en ung, endnu ikke befruktningsduktig Kimsæk med 8 Kerner, — — —». Dies ist vielleicht der Grund, weshalb SCHNARF (1927) in seiner Übersicht über die Verteilung der verschiedenen Embryosackstypen betreffs der Polygonaceen äussert: »*Koenigia* ist N—T» (Normaltyp) »wahrscheinlich, HAGERUP, 1926». Die primäre Archesporzelle (Fig. 34 a), ist wie bei *Oxyria* gelegen und schneidet auch hier eine parietale Zelle ab (Fig. 34 b), wonach die sekundäre Archesporzelle eine Reduktionsteilung erfährt, die eine T-Tetrade, in der die chalazale Spore am grössten ist, als Ergebnis hat (Fig. 34 c). Diese führt zur Entstehung des Embryosackes (Fig. 34 d, e), dessen grosse und eiförmige Eizelle einen grossen Kern hat, aber die grosse Vakuole entbehrt, die sonst für Eizellen bezeichnend ist. Die drei Antipoden, die einkernig sind, gehen zwar ziemlich früh zugrunde, treten aber, wenigstens bis zu der Zeit der Befruchtung, verhältnismässig deutlich hervor. Die Deckzelle wird, wie es bei *Oxyria* der Fall ist, zu einem zweizellschichtigen Deckzellkomplex. Bei *Pterostegia* entwickelt sich das Makroarchespor in etwa derselben Weise. Es war mir aber unmöglich zu entscheiden, ob die Sporen T-förmig angeordnet sind. Der Embryosack (Fig. 36 a, b, c)

erinnert sehr an den bei *Oxyria*, aber die einkernigen Antipoden sind noch ephemerer als bei *Koenigia*. Bei *Polygonum* ergibt die Reduktionsteilung eine lineare Tetrade (STRASBURGER, 1879, SOUÈGES, 1919) (Fig. 38). Der Deckzellkomplex ist mehr axial gestreckt als bei den oben beschriebenen Polygonaceen und war bei von mir untersuchten Arten im Tetradenstadium mehr als zweizellschichtig.

Die Morphologie des Nuzellus und der Integumente ist während der Reife des Embryosacks in den drei Gattungen etwas verschieden: Am meisten stimmt

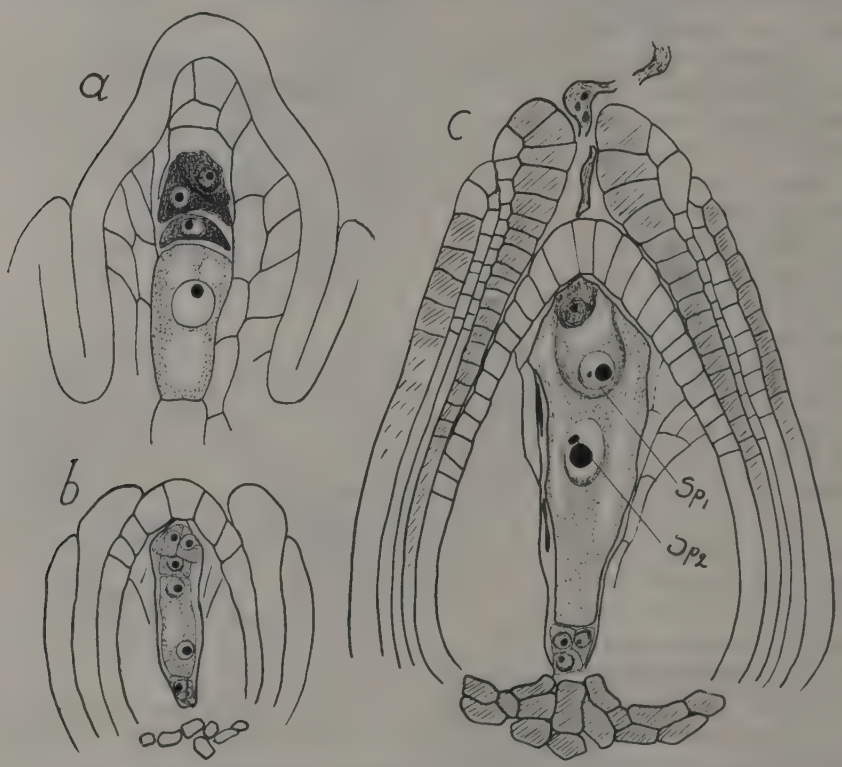


Fig. 36. *Pterostegia drymarioides*. a Tetrade. b Ein noch nicht fertiger, 8-kerniger ES. c Befruchteter ES. Sp_1 und Sp_2 sind die beiden Spermakerne. a = 2 250 × 2/3, b = 1 050 × 2/3, c = 1 700 × 2/3.

Pterostegia in dieser Hinsicht mit *Oxyria* überein. Die Hypostase ist aber in der Mitte wie ein Postament erhoben, und die innere Epidermis des inneren Integuments ist aus mit braunem, körnigem Inhalt gefüllten Zellen aufgebaut, denjenigen ähnlich, die bei *Oxyria* Gewebe bilden — die äussere Epidermis des äusseren Integuments, die Epidermis der Fruchtblätter und Staubblätter etc. — und die eine schützende Aufgabe haben. Die beiden untersuchten *Polygonum*-Arten weichen von der Gruppe *Rumiceae* vor allem durch die rüsselförmige Verlängerung des Nuzellus (Fig. 38) ab, die durch Teilungen der Epidermiszellen gerade vor der Mikropyle entsteht und durch dieselbe hinausdringt, wodurch sie mit der Decke des Fruchtanlageraumes in direkte Berührung kommt

(HOFMEISTER, 1849, bei *Polygonum orientale*, SOUÈGES, 1919, bei *Polygonum persicaria*). Die Hypostase ist sehr kräftig entwickelt. Die Integumente sehen denen der Rumiceae ähnlich.

Koenigia hat in dieser Hinsicht einen eigenartigen Bau. In fertiggebildetem Zustand fehlt dem inneren Integument der bei den übrigen beschriebenen Polygonaceen vorhandene obere, verdickte Teil, der bei ihnen das Endostom bildet. Hierdurch kommt der mikropyläre Teil des Nuzellus nackt zu liegen, trotzdem das äussere Integument ein Stückchen über das innere vorragt (Fig. 34 e). Die Hypostase wird spät entwickelt.

Bei allen drei Gattungen scheint die Epidermis als »Tapete» zu dienen.

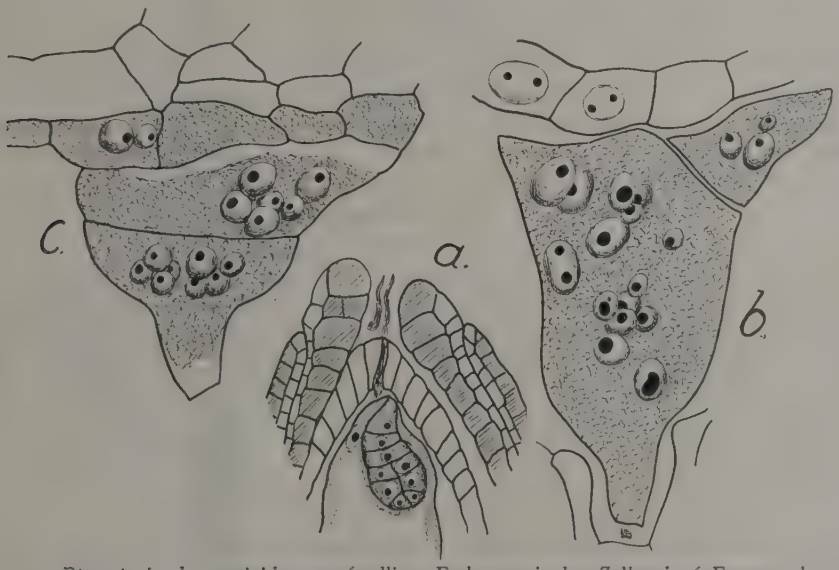


Fig. 37. *Pterostegia drymarioides*. a 16-zelliger Embryo mit den Zellen in 6 Etagen. b und c Basalapparat. a = 1 005 × 2/5, b und c = 1 900 × 2/5.

Der nach der Befruchtung (doppelte Befruchtung bei *Pterostegia*, Fig. 36 b) auswachsende Embryo ist für *Koenigia* von HAGERUP, für *Polygonum persicaria* von SOUÈGES beschrieben worden. Fig. 37 a zeigt einen Embryo bei *Pterostegia* mit sechs Zelletagen. Er hat die für die Polygonaceen (mit Ausnahme von *Oxyria*) charakteristische Birnenform.

Der Endospermbildung bei *Polygonum* konnte ich wegen Mangel an in solchem Stadium befindlichem Material nicht folgen; nach HEGELMAIER (1885) und WOODCOCK (1914) erfolgt sie indessen ungefähr so, wie es für *Oxyria* beschrieben wurde. Auch bei *Pterostegia* und *Koenigia* nimmt sie ihren Anfang in derselben Weise. Bei *Pterostegia* besteht noch in einem späten Stadium ein Basalapparat (Fig. 37 b), dieser scheint aber später durch Wandbildung in grosse mehrkernige Zellen eingeteilt zu werden (Fig. 37 c). Den Schicksalen dieser letzteren konnte ich nicht folgen. Bei *Koenigia* ist der Basalapparat — wenn hier überhaupt von einem solchen die Rede sein kann — schon von Anfang an unbedeutend (Fig. 35 a) und wird früh in Zellen eingeteilt. Seine nahrungs-

physiologische Funktion scheint von dem an die Chalaza grenzenden Teil der Epidermis des Nuzellus übernommen worden zu sein; die Zellen dieses Teiles nehmen während der Endospermbildung beträchtlich an Grösse zu (Fig. 35 B, e). Die Zellen des Endosperms, die von Anfang an einkernig sind, werden sowohl bei *Pterostegia* als auch bei *Koenigia* durch Mitosen mehrkernig, wonach Kernverschmelzungen eintreten. —

Aus dem Vergleich dieser drei Polygonaceengattungen in embryologischer Hinsicht lässt sich auf die systematische Stellung der *Koenigia* kaum ein anderer Schluss ziehen, als dass kein embryologischer Beleg dafür vorliegt, sie der *Persicaria*-Gruppe nahe zu stellen.

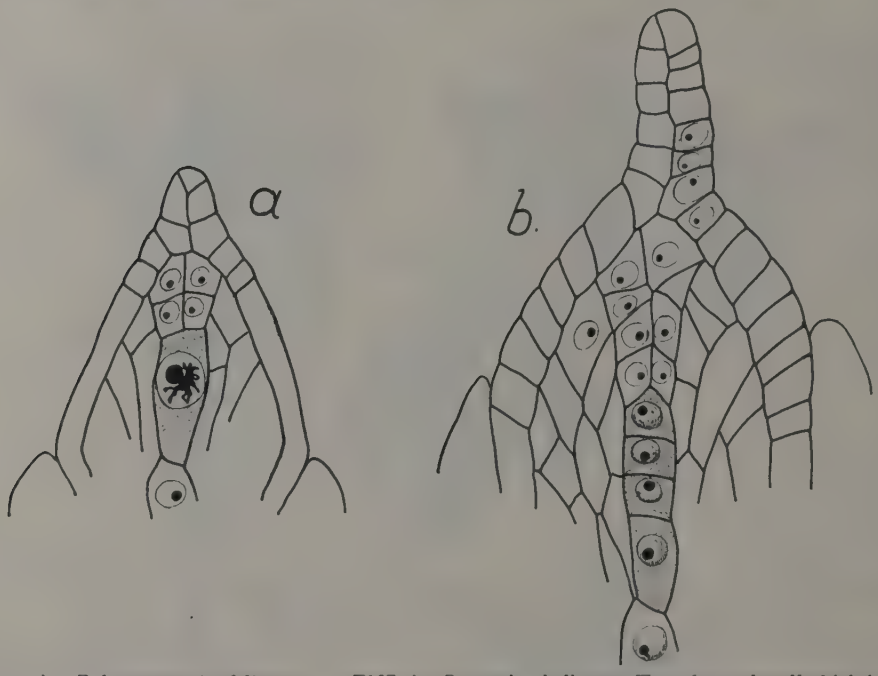


Fig. 38. *Polygonum perfoliatum.* a EMZ in Synapsis, b lineare Tetrade, mehrzellschichtiger Deckzellkomplex. 1 700 × 1/2.

Dagegen zeigt die Untersuchung von *Pterostegia,* dass die Eriogonoideen, die diese Gattung repräsentiert, in embryologischer Hinsicht mit den übrigen untersuchten Polygonaceen nahe übereinstimmen. Der abweichende Bau des Nuzellus, den BAUER bei *Eriogonum* beschreibt, findet sich bei *Pterostegia* nicht vor. Im Gegenteil zeigt ihr Nuzellus in seiner Morphologie grosse Übereinstimmung mit *Oxyria.* Der Embryoentwicklung, die bei den Polygonaceen eigenartig zu sein scheint (SOUÈGES, 1919), konnte ich bei *Pterostegia* nicht folgen, aber der auf der Figur 37 abgebildete, aus sechs Etagen bestehende Embryo zeigt die für die Polygonaceen nachgewiesene, charakteristische, birnenähnliche Form. Hierzu kommt, dass das Endosperm wie bei *Rumex, Oxyria, Fagopyrum, Polygonum* und *Koenigia* aus einem wandgestellten Kambium unter Absonderung eines Basalapparates einseitig-peripher gebildet wird.

Da *Eriogonum*, bei dem BAUER eine von den übrigen Polygonaceen abweichende Embryologie gefunden hat, offenbar kein Anfangsglied der Eriogonoideen ist, und da die vorliegende Untersuchung gezeigt hat, dass die sogar sehr abgeleitete *Pterostegia* grosse Übereinstimmung mit den in dieser Hinsicht gut charakterisierten Polygonaceen aufweist, ist leicht einzusehen, dass keine embryologischen Gründe dafür vorhanden sind, die Eriogonoideen von den übrigen Polygonaceen abzutrennen und sie als eigene Familie aufzustellen.

Die organographischen Verschiedenheiten sind meiner Meinung nach nicht von so entscheidender Bedeutung, wie behauptet wurde. Das Fehlen der Ochrea ist keine absolute, nur eine graduelle Verschiedenheit. Von den meisten Forschern, die sich mit diesem Organ der Polygonaceen befasst haben, wird sie als ein Stipulargebilde angesehen. GLÜCK (1919, S. 122) unterscheidet bei der Blattfusskonfiguration der Polygonaceen Scheide und Ligula. Die letztere ist die Ochrea. Bei den Polygonoideen und Coccoloboideen ist die Scheide, wenn auch zuweilen stark reduziert, so gut wie immer vorhanden und meistens ist diese Scheide mit Ligula, d. h. Ochrea versehen. Bei einigen abgeleiteten Gattungen dieser beiden Unterfamilien ist jedoch die Ochrea sehr reduziert oder sogar vollständig verschwunden. »Bei *Oxygonum Dregeanum* trägt die Blattscheide, 4—11 mm lang, oben noch einige kräftige Wimpern, die vielleicht noch den Rest einer Ligula darstellen, und bei *Polygonella americana* ist die Scheide c:a 3 mm lang und auf der dem Blatt entgegengesetzten Seite noch etwas erhöht, ohne dass es jedoch zur Bildung einer Ligula käme» (GLÜCK 1919, S. 214). »Die Ochrea kommt allen übrigen Polygonaceen» (mit Ausnahme der Eriog.) »zu, wenn auch gelegentlich sehr stark reduziert (*Brunnichia*); nur bei *Symmeria* lassen sich auch nur Rudimente einer Ochrea nicht nachweisen» (GROSS 1913, S. 278). Andererseits fehlt auch den Eriogonoideen nicht eine breite Insertation der Blätter. Meistens besitzen sie einen Blattstiel, der sich am Grunde zu einer mehr oder weniger breiten, den Stengel halb oder fast ganz umfassenden Scheide verbreitet. Einige chilensische *Chorizanthe*-Arten haben sogar eine wohl ausgebildete Scheide, die an diejenige mancher Monocotylen (z. B. *Tradescantia*) erinnert. Die Ligula, d. h. die Ochrea, ist bei den Scheiden der Eriogonoideen ganz verschwunden.

In diesem Zusammenhange ist erwähnenswert, was JUEL (1888, S. 216) über *Koenigia* schreibt, dass nämlich die Cotyledonen eine gemeinsame Scheide ohne Ochrea haben, ganz wie die übrigen Polygonaceen, dass jedoch die ersten folgenden Blätter des Stammes eine Ochrea besitzen, dagegen die der an der Spitze des Stammes sitzenden Blattrosette eine solche entbehrten.

Betreffs der Blütenstände der Eriogonoideen liegen entgegengesetzte Angaben vor; nach DAMMER (1890) und BAUER (1922, S. 290) sind diese racemöser, nach GROSS (1913) cymöser Natur. Da die übrigen Polygonaceen cymöse Infloreszensen haben, ist das Sterilisieren der Vorblätter, d. h. der Übergang von cymösen zu racemösen Blütenständen, nur eine natürliche Progression. Bedenklicher wäre es gewesen, wenn die Eriogonoideen cymöse, die übrigen Polygonaceen racemöse Infloreszensen gehabt hätten.

Der Grund, den JARETZKY (1925) nebst den oben erwähnten für seinen Vorschlag, die Eriogonoideen als eigene Familie aufzustellen, angibt, nämlich das Nichtvorhandensein von Oxymethylanthrachinonen, ist selbstverständlich gar

kein Grund, da ja viele Gattungen und Species der Polygonoideen und Coccoloboideen nach seiner eigenen Untersuchung diese Stoffe auch entbehren. Aber JARETZKY sagt auch weiter (1925, S. 79): »Ich versuchte nun mit Hilfe einschlägiger Literatur und eigener Untersuchungen darüber Klarheit zu bekommen, welche Nährstoffsynthese die phylogenetisch höherstehenden Polygonaceae bevorzugen, welche Glykoside usw. sie an Stelle der Anthraglykoside herstellen, um mit Hilfe dieses chemischen Körpers die verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen Eriogonoideae und Polygonoideae sicher zu stellen. Leider war mir die Lösung dieser Frage nicht möglich.»

Er hat dabei GROSS' Angabe (1913, S. 321) ganz übersehen. dass alle Polygonaceen, also auch die Eriogonoideen, Gerbstoffe enthalten. DEKKERS (1913) oben erwähntes Verzeichnis der gerbstoffführenden Polygonaceen enthält zwar keine Spezies der *Eriogonoideae*, aber dass wenigstens einige derselben solche Stoffe enthalten, habe ich bei meinem Suchen nach Oxymethylanthrachinonen beobachtet. Wenn z. B. Wasserauszüge von *Oxyria*, *Koenigia* oder *Pterostegia*, die schwach gelb gefärbt waren, nach BORNTRÄGER untersucht wurden, erwiesen sie sich beim Kochen mit Kalilauge dunkelrot gefärbt mit einem Stich ins Blaue. Diese Farbe rührte gewiss von oxydierten Gerbstoffen her. Die Bedeutung dieser Glycoside für die Nährstoffsynthese wurde schon oben besprochen.

Da also die von BAUER und JARETZKY angenommenen embryologischen, bzw. chemischen Verschiedenheiten nicht vorhanden sind und die organographischen Unterschiede als Progressionen der Polygonaceeneigenschaften betrachtet werden können, gibt es meines Erachtens gar keinen Anlass dazu, die Eriogonoideen aus der Polygonaceen-Familie herauszuheben und daraus eine selbständige Familie zu bilden.

Dass die subjektive Beurteilung bei der Abgrenzung von Familien jedoch ziemlich verschieden ist und sich immer geltend machen wird, geht daraus hervor, dass viele ältere aber sicherlich höchst natürliche Familien, z. B. Rosaceae, von einigen Systematikern in mehrere Familien eingeteilt worden sind.

VII. Zusammenfassung.

Die Resultate der Untersuchung lassen sich in folgende Punkte zusammenfassen:

1. Das Makroarchespor ist bei den meisten der untersuchten *Rheum*-Arten einzellig, bei *Rheum rhaponticum* und *sanguineum* meistens 2—3-zellig. Die chalazale Zelle in einer T-Tetrade wächst zu einem normalen 8-kernigen ES aus. (Fig. 2—4.)
2. Auch *Emex spinosa* hat einen ES von Normaltypus aber mit 2-kernigen Antipoden. (Fig. 15 a.)
3. *Oxyria digyna* stimmt in ihrer Embryologie im grossen und ganzen mit den übrigen untersuchten Polygonaceen — vor allem natürlich mit den übrigen Rumiceen — überein. Wenn die Entwicklung normal verläuft, entsteht aus der EMZ eine T-Tetrade (Fig 6), deren chalazale Zelle zu einem normalen ES mit zweikernigen Antipoden auswächst (Fig. 16, 18).

Der Embryo wird in derselben Weise entwickelt, wie SOUÈGES es für einige andere Polygonaceen beschrieben hat, (Fig. 19) und das Endosperm wird unter Absonderung eines Basalapparates von einer als Kambium wirkenden Zellenschicht (Fig. 20) einseitig-peripher gebildet. Ein Perisperm ist nicht vorhanden.

4. *Oxyria* weicht aber von den übrigen untersuchten Polygonaceen durch die fakultative Entwicklung eines potentiell mehrzelligen Archespors ab (Fig. 5). Diese ist höchstwahrscheinlich eine Korrelationserscheinung, welche in verschiedenen Entwicklungsstadien durch eine fakultative Degeneration zustande kommt, die die ordentlichen sporogenen Gewebe befällt.
5. Am besten kommt diese Korrelation in den »weiblichen» Blüten zum Ausdruck, wo das ganze mikrosporogene Gewebe früh zu Grunde geht, aber wo eine Nuzelluszelle, früher als bei den Zwitterblüten, zum ES entwickelt wird (Fig. 17). Die sekundäre Entwicklung kann auch ziemlich spät eintreten. (Fig. 9 b.)
6. An dieser Entwicklung nehmen sowohl neben als auch innerhalb des ordentlichen Archespors liegende potentielle Archesporzellen teil. (Fig. 8, 10, 11.) Sie können Reduktionsteilungssymtome aufweisen.
7. Die schnelle Entwicklung der ES der »weiblichen» Blüten (Fig. 17) und die übrigen Verhältnisse bei der sekundären Entwicklung lassen vermuten und die Chromosomenzahlen- (Fig. 12) und Kerngrössenverhältnisse (Fig. 13 a) lassen erkennen, dass *Oxyria* Apomeiosis hat, d. h. ES werden aus Zellen gebildet, die nicht Reduktionsteilung erfahren haben. Das Vorhandensein von 7 Chromosomen (= der haploiden Zahl) in sich teilenden Antipodenkernen (Fig. 17) zeigt, dass die Apomeiosis nur partiell ist.
8. Im Gegensatz zu den Verhältnissen bei *Oxyria*, wo in den lateralen, potentiellen Archesporzellen Teilungen eingeschoben werden können ehe Reduktionsteilungssymtome auftreten (= die gewöhnliche Entwicklung in pollenbildenden Geweben), habe ich in ein paar Fällen beobachtet, dass in den mikrosporogenen Geweben bei *Rumex turcestanicus* Paulsen durch Ausfallen von normalen Zellteilungen Riesenzellen entstehen, die noch mehr vergrössert werden, Reduktionsteilung erfahren und so allmählich ausserordentlich hypertrophierende Bildungen verursachen. (Fig. 21.)
9. Im Zusammenhang mit der Diskussion über die direkte Ursache der sekundären Entwicklung und das von ihr verursachte Entstehen diploider Embryosäcke — ob diese zufolge der eigenen vegetativen Natur des adventiven Archespors oder zufolge der von dem absterbenden ordentlichen Archespor abgesonderten Reizstoffe im Sinne HABERLANDTS zustande kommt — werden Störungen in den sporogenen Geweben bei *Polygonum viviparum* L. geschildert. (Fig. 22, 23, 24.)
10. Die primäre Ursache der Degeneration bei *Oxyria* hat sicher alte Ahnen, da ähnliche Degenerationssymtome sich bei mehreren nahestehenden Gattungen vorfinden.
11. Folgende Chromosomenzahlen wurden wahrgenommen:

Polygonum orientale L.	$n = 11$
Emex spinosa CAMPD.	$n = 10$
Rumex turcestanicus PAULSEN	$n = 20$

Oxyria digyna (L.) HILL.	$n = 7$
» *elatior* R. BR. (?)	$n = 7$
Rheum Collinianum BAILL.	$n = 11$
» *officinale* BAILL.	$n = 11$
» *Franzenbachii* MUENTH.	$n = 22$
» *rhaponticum* L.	$n = 22$
» *ribes* GRON.	$n = 22$
» *sanguineum* hort. HALENS.	$n = 22$
» *Webbianum* ROYLE	$n = 22$
» *Wittrockii* K. E. LUNDSTR.	$n = 22$
Coccoloba uvifera L.	$2n =$ ca. 80
Antigonon leptopus HOOK. et ARN.	$2n = 48$

12. *Oxyria elatior* vom botanischen Garten in Uppsala erwies sich als eine echt hexaploide Gigasform von *Oxyria digyna;* sie hatte $n = 21$ und $2n = 42$, die Chromosomen waren gleich gross und die Kerne dreimal so gross wie bei *Oxyria digyna.*
13. Organographische (S. 242), anatomische (S. 251) und chemische (S. 256) Eigenschaften sowie die Verbreitungsverhältnisse (S. 260) und die fossilen Funde machen es höchst wahrscheinlich, dass von den jetzt lebenden Polygonaceen die *Coccolobeae* und die *Polygonum*-Typen am besten die Eigenschaften der Urpolygonaceen widerspiegeln. Aus denselben Gründen und den karyologischen Verhältnissen zufolge dürfte die primäre Grundzahl der Polygonaceen zwischen den beiden Extremzahlen 7 und 11 liegen.
14. In Anbetracht der offenbaren Ähnlichkeit in der Entwicklung und dem Baue der Samenanlage bei den übrigen untersuchten Polygonaceen untereinander ist es bemerkenswert, dass *Koenigia islandica* L. hierin (Fig. 34, 35) so relativ geringe Übereinstimmung mit der *Persicaria*-Gruppe zeigt, in deren unmittelbare Nähe sie nunmehr in systematischer Hinsicht gestellt wird.
15. *Pterostegia drymarioides* FISCH. et MEY. hat in der Samenanlage eine derartige Entwicklung aufgewiesen (Fig. 36, 37), dass die Zusammengehörigkeit der Eriogonoideen mit den Polygonaceen über jeden Zweifel erhaben ist.

Literaturverzeichnis.

AFZELIUS, K. 1924, Embryolog. und zytolog. Studien in *Senecio* und verwandten Gattung. Acta Horti Bergiani. Bd. 8 No. 7.

ARBER, AGNES 1928, The Tree Habit in Angiosperms: Its Origin and Meaning. New Phytolog. Vol. 27: 2.

ASCHERSON, P. und GRAEBNER, P. 1913, Synopsis der mitteleurop. Flora. Leipzig, 1908—1913.

ASPLUND, E. 1920, Studien über d. Entwickl.-Gesch. d. Blüten einig. Valerianaceen. Kgl. Svensk. Vet. Ak. Handl. Bd. 61.

BABCOCK, E. B. und COLLINS, J. L. 1920, Interspecific hybrids in Crepis. *Crepis capillaris* (L.) Wallr. × *C. tectorum* L. Univ. of California Publ. Agr. Sc. Bd. 2.

DE BARY, A. 1878, Über apogame Farne und d. Erschein. d. Apogamie im allgem. Bot. Ztng, 36.
BAUER, R. 1922, Entwicklungsgeschichtl. Unters. an Polygonaceenblüten. Flora. Bd. 115.
BERRY, E. W. 1916 a, The upper cretaceous Floras of the world. Maryland Geol. Surv. Upper cret.
——, 1916 b, Systemat. Palaeontol.: Angiospermophyta. Maryland Geol. Surv. Upper cret.
——, 1916 c, The lower Eocene floras of southeastern North America. U. S. Geolog. Surv. Prof. Paper, 91.
BITZEK, E. 1928, Der Centrospermenast d. Dikot. Bot. Arch. Bd. 22: 3, 4.
BLEIER, H. 1925, Chromosomenstudien bei d. Gattung *Trifolium*. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 64.
BRAUN, A. 1856, Über Parthenogenesis bei Pflanzen. Abhandl. d. k. Ak. d. Wiss. zu Berlin.
BRIEGER, F. 1924, Untersuchungen über d. Wundreiz I. Ber. d. dtsch. bot. Ges. Bd. 42.
——, 1925, Untersuchungen über d. Wundreiz II. Die Ätiologie d. Thyllen. Ber. d. dtsch. bot. Ges. Bd. 43.
——, 1928, Histolog.-morpholog. Untersuch. an steril. Artbastard. Planta. Bd. 6: 2.
BLACKBURN, K. B. und HARRISON, J. W. H. 1924, Genet. and cytolog. stud. in hybrid roses. I. The origin of a fert. hexaploid form in the pimpinell.-villos. crosses. Brit. Journ. of exp. biol. I.
BRIQUET, J. 1901, Rech. sur la Flore des montagnes de la Corse et ses origines. Annuaire du Conserv. et du Jard. bot. de Genève, 5 année.
BROCKMANN-JEROSCH, H. und M. 1926, Die Gesch. d. schweizer. Alp.-Flora, in SCHROETER, C., Das Pflanzenleben d. Alpen. Zürich. 1926.
BÖÖS, G. 1917, Über Parthenogenesis in der Gruppe *Aphanes* der Gattung *Alchemilla*. Lunds Univ. Årsskr. N. F. Avd. 2. Bd. 13: 4.
——, 1924. Neue embryolog. Studien über *Alchemilla arvensis* (L.) Scop. Bot. Notis.
CAMPBELL, D. H. 1905, Stud. on the *Araceae*, III. Ann. of Bot. Bd. 22.
CARANO, E. 1921. Nuove ricerche sulla embriolog. delle »*Asteraceae*». Annal. di Bot. Vol. 15: 3.
CASPARIS, P. 1917, Die Bornträgersche Reakt. für *Folia Sennae* in d. Ph. Helv. IV. Schweizer. Apoth. Ztg. Bd. 55.
ČELAKOVSKÝ, L. J. 1894 a, Über Doppelblätter bei *Lonicera periclymenum* L. und deren Bedeutung. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 26.
——, 1894 b, Das Reduktionsgesetz der Blüten, das Dédoublem. und d. Obdiplostemon. Sitz.-Ber. d. k. k. böhm. Ges. d. Wiss. mat.-nat. Kl. Prag. Bd. 49.
CHIARUGI, A. 1925, Embriolog. delle »*Cistaceae*». Nuovo Giornal. Bot. Italian. N. S. Vol. 32.
CONVENTZ, H. 1886, Die Flora des Bernsteins. Bd. II. Die Angiosperm. d. Bernst. Danzig.
CZAPEK, FR. 1925, Biochemie d. Pflanzen. Bd. III Auflage III. Jena.
DAHLGREN, K. V. O. 1916, Zytolog. und embryolog. Studien über d. Reihen *Primulales* und *Plumbaginales*. Kgl. Svensk. Vet. Ak. Handl. Bd. 56: 4.
DAMMER, N. 1890, Zur Morpholog. der Eriogoneen. Ber. d. dtsch. bot. Ges. Bd. 7.
——, 1891, Die Fam. *Polygonaceae* in Engler-Prantl, Die nat. Pflanz. fam. Bd. III.
DARWIN, CH. 1868, Das Variieren d. Thiere und Pflanz. im Zustande der Domesticat. Bd. I Stuttgart.
DEKKER, J. 1913, Die Gerbstoffe, Berlin.
DIELS, L. 1910, Genet. Element. in d. Flora d. Alpen. Englers Bot. Jahrb. Bd. 46, Beiblatt 102.
DUDGEON, W. 1918, Morphology of *Rumex crispus*. Bot. Gaz. Bd. 66.
ENGLER-GILG, 1924, Syllabus d. Pflanzenfam. Berlin.

ERNST, A. 1918, Bastardierung als Ursache d. Apogamie im Pflanzenreich. Jena.
—— und BERNARD, CH. 1912, Entw.-Gesch. des Embr.-Sackes etc. bei *Burmannia*. Annal. Jardin bot. Buitenzorg. Vol. 25, 26.
v. ETTINGSHAUSEN, C. 1867, Die fossile Flora des Tertiär-Beckens von Bilin. Denkschr. d. k. Akad. d. Wiss. mat.-nat. Kl. Bd. 26.
FALTIS, F. 1906, Über die Gruppe d. Opiumalkaloid. und die Konstitut. des Berberins und Morphins. Pharm. Post. 39. Jahrg.
FINK, B. 1899, Contrib. to the life history of *Rumex*, Minnesota Bot. Stud. Minneapol. Bd. 2. (Zitiert nach SCHÜRHOFF, 1926).
GATES, R. R. 1916, On pairs of species. Bot. Gaz. Bd. 61.
GERTZ, O. 1916, Studier över anthocyan. Diss. Lund.
GILSON, E. 1902, Les tann. d. Rhub. Bull. Ac. roy. méd. Belg. Bd. 16.
GLÜCK, H. 1919, Blatt- und blütenmorpholog. Studien. Jena.
GOEBEL, K. 1923, Organographie d. Pflanzen. III. Jena.
GRESHOFF, M. und SACK, J. 1903, Bijdrage tot de kennis van *Ardisia*-har (Getah adjak). Pharmac. Weekblad.
GROSS, H. 1913, Beiträge zur Kenntnis d. Polygonaceen. Englers bot. Jahrb. 49.
GUÉRIN, P. 1904, Les connaissances actuelles sur la fécondation chez les phanérogames. Paris. Zitiert nach BÖÖS, G. 1917.
——, 1919, Developpement de l'anthère et du pollen des Labiées. Compt. rend. Ac. Sc. Paris. Bd. 168.
HABERLANDT, G. 1913, Zur Physiolog. d. Zellteil. Sitz.-Ber. d. kgl. preuss. Ak. d. Wiss.
——, 1914, Zur Physiolog. d. Zellteil. II. Sitz.-Ber. d. kgl. preuss. Ak. d. Wiss.
——, 1921 a, Wundhormone als Erreger von Zellteil. Beitr. z. allg. Bot. Bd. 2.
——, 1921 b, Über experiment. Erzeugung von Adventivembr. bei *Oenothera Lamarckiana*. Sitz.-Ber. d. preuss. Ak. d. Wiss. Bd. 40.
——, 1921 c, Die Entwicklungserregung der Eizellen einig. Komposit. Sitz.-Ber. d. preuss. Ak. d. Wiss. Berlin. Bd. 51.
——, 1922, Die Vorstufen und Ursachen d. Adventivembryolog. Sitz.-Ber. d. Ak. d. Wiss. Berlin, Bd. 25.
——, 1923, Über die Ursache des Ausbleibens der Reduktionsteil. in den Samenanlagen einiger parthenogenet. Angiosperm. Sitz.-Ber. d. Ak. d. Wiss. Berlin, Bd. 25.
HAGERUP, O. 1926, Kønsdelenes bygning og udvikling hos *Koenigia islandica* L. Meddelelser om Grønland, Bd. 58.
HÅKANSON, A. 1923, Stud. über d. Entwicklungsgesch. d. Umbellifer. Lunds Univ. Årsskr. N. F. Bd. 18.
HARTMANN, M. 1909, Autogamie bei Protisten und ihre Bedeutung für das Befruchtungsproblem. Jena.
HARZ, C. O. 1885, Landwirtschaftliche Samenkunde, Berlin. Zitiert nach WOODCOCK, E. F. 1914.
HEER, O. 1859, Flora tertiaria Helvetiae. Bd. III.
——, 1870, Die miocäne Flora und Fauna Spitzbergens, Kgl. Svenska Vet. Ak. Handl. Vol. 8: 7.
HEGELMAIER, F. 1887, Untersuch. über d. Morpholog. d. Dikotyl. Endosperm. Nov. Act. d. Kgl. L. C. D. Ak. d. Naturf. Bd. 49.
HEGI, G., Illustr. Flora von Mittel-Europa. Bd. III, München.
HEILBORN, O. 1924, Chromosome numbers and dimensions, species formations and phylogeny in the Genus *Carex*. Hereditas, Bd. 5.
HEINEMANN, H. 1924, Die Beziehungen des Emodins zur Systematik der Gattung *Cassia*. Diss. Berlin. Zitiert nach MÜNKNER, H. 1928.
HEINTZE, A. 1927, Cormofyternas fylogeni (Phylogenie der Cormophyten). Lund.
HEITZ, E. 1927, Über multiple und aberrante Chromosomenzahlen. Abh. d. naturwiss. Ver. zu Hamburg. Bd. 21: 3, 4.

Heribert-Nilsson, N. 1918, Experiment. Studien über Variabilit., Spaltung, Artbild. und Evolution in der Gattung *Salix*. Lunds Univ. Årsskr. N. F. Avd. 14, No. 28.

Hofmeister, W. 1849, Die Entsteh. des Embr. d. Phanerogam. Leipzig.

Holmgren, I. 1913, Zur Entwicklungsgeschichte von *Butomus umbellatus* L. Svensk Bot. Tidskr. Bd. 7.

——, 1919, Zytolog. Stud. über d. Fortpflanz. bei den Gattung. *Erigeron* und *Eupatorium*. Kgl. Svenska Vet. Ak. Handl. Bd. 59.

Horne, A. S. 1915, A contrib. to the Stud. of the evolution of the flower, with spec. reference to the *Hamamelidaceae*, *Caprifoliaceae* and *Cornaceae*. Transact. Linn. Soc. London, Bd. 8.

Huber, A. 1927, Beiträge zur Klärung verwandtschaftl. Bezieh. in d. Gattung *Veronica*. I. Die Kernunters. in d. Gattung *Veronica*. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 66.

d'Hubert, E. 1895, Rech. sur le sac embr. des plantes grasses. Ann. d. Sc. nat. de Bot. Ser. 8, Bd. 2.

Hunger, E. 1887, Über einige vivipare Pflanzen und die Erscheinung der Apogamie bei denselben.. Diss. Rostock.

v. Ihering, 1928, Die phyto-geographischen Grundgesetze. Englers bot. Jahrb. Bd. 22: 1.

Index kewensis, 1893—1926.

Irmscher, E. 1922, Pflanzenverbreitung und Entwicklung der Kontinente. Studien zur genetischen Pflanzengeographie. Mitteil. aus dem Institut. für allgemein. Bot. in Hamburg. Bd. 5.

Jakobson-Stiasny, E. 1918, Zur Embryolog. der *Aristolochiaceae*. Denkschr. d. k. Ak. d. Wiss. Wien, mat.-nat. Kl. Bd. 95.

Jaretzky, R. 1925, Beiträge zur System. d. Polygonaceen unter Berücksicht. d. Oxymethylanthrachinonvorkommens. Fedde Repert. Bd. 22.

——, 1927 a, Einige Chromosomenzahlen aus d. Fam. d. *Polygonaceae*. Ber. d. dtsch. bot. Ges. Bd. 45.

——, 1927 b, Die Degenerat.-Erschein. in den Blüten von *Rumex flexuosus*. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 68.

——, 1928 a, Histolog. und karyolog. Studien an Polygonaceen. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 69: 3.

——, 1928 b, Untersuchungen über Chromosomen und Phylogenie bei einigen Cruciferen. Jahrb. f. wiss. Bot. 68: 1.

——, 1928 c, Die Bedeutung der Phytochemie für d. Systemat., Arch. d. Pharmacie. Bd. 266: 8.

Johnson, D. S. 1902, On the Development of certain *Piperaceae*, Bot. Gaz. Bd. 34.

Juel, H. O. 1888, Morfologiska undersökningar över *Koenigia islandica* L. Bot. Notiser.

——, 1900, Vergleichende Untersuch. über typische und parthenogenet. Fortpflanz. bei der Gattung *Antennaria*. Kgl. Svenska Vet. Ak. Handl. Bd. 33: 5.

Kihara, H. und Ono, T. 1923, Cytological Studies on *Rumex* L. I. Chromosomes of *Rumex acetosa* L. II. On the relation on Chromosome number and sexes in *Rumex acetosa*. Bot. Mag. Tokyo, Vol. 37.

——, 1925, The Sex-Chromosomes of *Rumex Acotosa*. Zeitschr. f. ind. Abst. u. Vererb.-Lehre. Bd. 39: 1.

——, 1926, Chromosomenzahlen und systematische Gruppierung der *Rumex*-Arten. Zeitschr. f. Zellforsch. und mikrosk. Anatomie. Bd. 4: 3.

Kindler, Th. 1914, Gametophyt und Fruchtansatz bei *Ficaria ranunculoides*. Österr. bot. Zeitschr. Bd. 64.

Knowlton, F. H. 1919, A Catalogue of the mesozoic and cenozoic plants of North America. U. S. Geolog. Surv. Bullet. 696.

Komarow, V. L. 1908—09, Prolegomena ad Floras Chinae necnon Mongoliae. Acta Horti Petropolitani. Fasc. I, 1908, Fasc. II, 1909.

KUHN, E. 1928, Zur Zytologie von *Thalictrum*. Jahrb. f. wiss. Bot. 68.

KUSANO. S. 1915, Experiment. Studies on the embryonal developm. in an angiosperm. Journ. Coll. Agric. Tokyo. Vol. 6.

LAGERBERG, T. 1909, Studien über d. Entwickl.-Gesch. und systemat. Stellung von *Adoxa moschatellina* L. Kgl. Svenska Vet. Ak. Handl. Bd. 44: 4.

LANGLET, O. 1927, Über die Entwickl. des Eiapparates im Embryosack der Angiosperm. Svensk Bot. Tidskr. Bd. 21: 4.

——, 1928, Einige Beobacht. über die Zytolog. der Berberidazeen. Svensk Bot. Tidskr. Bd. 22: 1—2.

— und SÖDERBERG, E. 1927, Über die Chromosomenzahlen einiger Nymphaeaceen. Acta Horti Bergiani. Bd. 9: 4.

LESQUEREUX, L. 1872, Enumeration and description of fossil plants from the western Tertiary formations. U. S. Geol. and Geog. Surv. Terr. Ann. Rep.

——, 1878, Contrib. to the fossil flora of the western Teritories. The Tertiary flora. U. S. Geol. Surv. Terr. Rep. Vol. 7.

LINDAU, H. 1891, Zur Entwicklungsgesch. einiger Samen. 2. *Coccoloba populifolia*. Ber. d. dtsch. bot. Ges. Bd. 9.

v. LINNÉ, C. 1753, Species Plantarum.

LLOYD, F. E. 1899/1902, The comparative embryology of the *Rubiaceae*. Bull. of the Torrey Bot. Club. Bd. 8.

LONAY, H. 1922, Genèse et anatom. des péricarp. et des spermodesm. chez les polygonac. A. *Polygonum aviculare* L. Memoir de la Soc. roy. des Sc. de Liège. Ser. III.

——, 1923, L'ovule du *Polygonum aviculare* L. Bull. Soc. roy. Bot. Belgique. LV.

LUNDBLAD, H. 1922, Über die baumechanischen Vorgänge bei der Entsteh. von Anomomerie bei homochlamyd. Blüten. Diss. Lund.

MALLIGSON, F. 1922, Serodiagn. Untersuch. über d. Verw. innerhalb des Centrospermenastes. Botan. Arch. Bd. 1.

MARCHAL, El. und Em. 1911, Aposporie et sexualité chez les mousses. III. Bull. Acad. Roy. Belgique, Cl. d. Sc.

METZ, C. 1928, Besprechung von: TISCHLER, G., Über d. Verwend. der Chromosomenzahlen für phylogenet. Probleme bei den Angiosperm. Bot. Arch. Bd. 22: 3—4.

—— und ZIEGENSPECK, H. 1926, Königsberger sero-diagnostischer Stammbaum. Bot. Arch.

MEURMAN, O. 1925, The chromosome behaviour of some dioecious plants and their relatives with special reference to the sex chromosomes. Soc. Scient. Fenn. Comment. Biolog. II: 3.

MEYER, A. 1910, Die Vorvegetation der Pteridophyt., der Gymnosperm., Angiosperm. und Bryophyten. Eine Hypothese. Ber. d. dtsch. bot. Ges. Bd. 28.

——, K. J. 1925, Parthenogenesis bei *Thismia javanica* im Lichte der Haberlandtschen Anschauung. Ber. d. dtsch. bot. Ges. Bd. 43: 5.

MICHAELIS, P. 1925, Zur Zytologie u. Embryonalentwicklung von *Epilobium*. Ber. d. dtsch. bot. Ges. Bd. 43.

MÜNKNER, H. 1928, Das Vorkommen und Fehlen des Emodins bei den Arten der Gattung *Aloë* in Hinblick auf ihre Systematik. Beitr. der Biolog. der Pflanzen, Bd. 16: 2.

MURBECK, S. 1901, Parthenogenet. Embryobild. in der Gattung *Alchemilla*. Lunds Univ. Årsskr. Bd. 36, Avd. 2, No. 7.

——, 1902, Über Anomalien im Bau des Nuzellus und des Embryosackes bei parthenogenet. Arten der Gattung *Alchemilla*. Lunds Univ. Årsskr. Bd. 38. Avd. 2, No. 2.

——, 1914, Über die Baumechanik bei Änderung im Zahlenverhältnis der Blüte. Lunds Univ. Årsskr. N. F. Bd. 11, Avd. 2, No. 3.

NATHORST, A. G. 1888, Zur fossil. Flora Japans. Palaeontol. Abhandl. Bd. 4: 3.

NETOLITZKY, F. 1926, Anatomie der Angiospermensamen. (im Handb. der Pflanzenanatomie von K. LINSBAUER). Berlin.
NIERENSTEIN, M. 1907, Beitrag zur Kenntnis d. Gerbstoffe. Ber. d. dtsch. bot. Ges. Bd 40: 4.
NITSCHKE, J. 1914, Beiträge zur Phylogenie der Monokotyledon., gegründet auf die ES-Entwickl. apokarp. Nymphaeac. und Helobien. Beiträge z. Biol. d. Pflanz. Bd. 12.
ONO, T. 1928, Further invest. on the cytology of *Rumex*. I. The developm. of the embryosac and embryo of *R. acetosa*. II. The occurrence of the triploid female of *R. acetosa*. III. Reducing division of the triploid intersexual plant of *R. acetosa*. IV. Diploid nuclear plates in PMC of *R. acetosa*. V. Chromosomes of *R. vesicarius*. Bot. Mag. Tokyo, Vol. 42, No. 503.
—— und SHIMOTOMAI, N. 1928, Triploid and tetraploid intersex of *Rumex Acetosa* L. Bot. Mag. Tokyo, Vol. 42, No. 497.
OVERTON, J. B. 1902, Parthenogenes. in *Thalictrum purpurascens*. Bot. Gaz. Vol. 33.
——, 1904, Über Parthenogenesis bei *Thalictrum purpurascens* V. M. Ber. d. dtsch. bot. Ges. Bd. 22.
PACE, L. 1913, Apogamy in *Atamosco*. Bot. Gaz. Vol. 56.
PALM, B. 1915, Studien über Konstruktionstypen u. Entwicklungswege des Embryosackes der Angiosperm. Diss. Stockholm.
PAYER, J. B. 1857, Traité d'organogenie comparée de la fleur. Paris.
PERDRIGEAT, M. C.-A. 1900, Anatomie comparée des Polygonées et ses rapports avec la morphologie et la classification. Act. Soc. Linn. Bordeaux, Tom. V, S. 1.
REICHE, H. 1924, Über die Auslösung von Zellteilungen durch Injektion von Gewebesäften u. Zelltrümmern. Zeitschr. f. Bot. Bd. 19.
REID, Cl. und E. M. 1915, The Pliocene floras of the dutch-prussian border. Mededeeling van de Rijksopsporing van Delftstoffen, No. 6.
——, E. M. 1920, A comparative review of Pliocene floras, based on the study of fossil seeds. Quaterl. Journal Geolog. Soc. Bd. 76, No. 302.
RENNER, O. 1916, Zur Terminologie des pflanzl. Generationswechsels. Biol. Centr. Blatt. Bd. 36.
RISSE, K. 1928, Beiträge zur Zytologie der Dipsacaceen. Bot. Arch. Bd. 23: 1—2.
ROCÉN, Th. 1927, Zur Embryologie der Centrospermen. Diss. Uppsala.
ROSENBERG, O. 1906, Über d. Embryobildung in d. Gattung *Hieracium*. Ber. d. dtsch. bot. Ges. Bd. 24.
——, 1907, Cytologic. stud. on the apogamy in *Hieracium*. Bot. Tidskr. Bd. 28.
——, 1917, Die Reduktionsteilung und ihre Degeneration in *Hieracium*. Svensk Bot. Tidskr. Bd. 11.
——, 1926, Zum Mechanismus der diploid. Kernteilung in Pollenmutterzellen. Arkiv för Bot. Bd. 20.
——, 1928, Speziesbild. mit Vervielfält. von Chromosom. Verhandl. d. V. internat. Kongr. für Vererb. Wiss. Berlin, 1927.
ROTH, F. 1907, Die Fortpflanzungsverhältnisse bei d. Gattung *Rumex*. Diss. Bonn.
SCHNARF, K. 1919, Beobachtung. über d. Endospermentwickl. von *Hieracium aurantiacum*. Sitz.-Ber. d. k. Ak. d. Wiss. Wien. Bd. 128.
——, 1927/1928, Embryologie der Angiospermen (im Handb. d. Pflanzenanatomie von K. LINSBAUER).
SCHUMANN, K. 1890, Neue Untersuchung. über den Blütenanschluss. Leigzig.
SCHÜRHOFF, P. N. 1919, Zur Phylogenie der Angiospermen ES. Ber. d. dtsch. bot. Ges. Bd. 37.
——, 1923, Zur Apogamie von *Calycanthus*. Flora, Bd. 116.
——, 1926, Die Zytologie der Blütenpflanzen. Stuttgart.
——, 1928, Über die Entwicklung des Eiapparates der Angiospermen. Ber. d. dtsch. bot. Ges. Bd. 46: 8.

SCHWARZENBACH, F. 1922, Untersuchung. über die Sterilität von *Cardamine bulbifera* (L.) Crantz. Flora, Bd. 115.

SHARP, L. W. 1921, An introduktion to cytology. New-York.

——, 1926, An introduktion to cytology. New-York.

SHIBATA, K. und MIYAKE, K. 1908, Über Parthenogenesis bei *Houttuynia cordata*. V. M. Bot. Mag. Tokyo, Vol. 22.

SINNOTT, E. W. 1914, The anatomy of the node as an aide in the classificat. of angiosperms. Amer. Journ. Bot. I.

—— und BAILEY, I. W. 1914, Investigat. on the phylogeny of the angiosperms. 4. The origin and disperseal of herbaceous angiosperms. Ann. Bot. 28.

SINOTÔ, Y. 1924, On chromosome behaviour and sex determination in *Rumex acetosa* L. Bot. Mag. Tokyo, Vol. 38.

SÖDERBERG, E. 1927, Über die Chromosomenzahl von *Houttuynia cordata*, Svensk Bot. Tidskr. Bd. 21.

SOLEREDER, H. 1899, Systematische Anatomie d. Dikotyledonen. S. 755. Stuttgart.

——, 1908, Systematische Anatomie d. Dikotyledonen, Ergänzungsband. Stuttgart.

SOUÈGES, R. 1919, 1920, Recherch. sur l'embryogénie des Polygonacées. Bull. Soc. bot. de France.

——, 1924, Embryogén. des Polygonac. Devdlloppem. d. l'embryon chez le *Polygonum aviculare* L. Compt. rend. Ac. de Sc. Bd. 128.

STENAR, A. H. 1925, Embryologische Studien. I und II. I. Zur Embryologie einiger Columniferen. II. Die Embryologie der Amaryllidaceen. Diss. Uppsala.

STEVENS, N. E. 1912 a, The morphology of the seed of buckweat. Bot. Gas. Bd. 53.

——, 1912 b, Observat. on heterostyl. plants. Bot. Gaz. Bd. 53.

STRASBURGER, E. 1879, Die Angiospermen und die Gymnospermen. Jena.

——, 1904, Die Apogamie der Eualchimillen und allgemeine Gesichtspunkte, die sich aus ihr ergeben. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 41: 1.

——, 1910, Sexuelle und apogame Fortpflanz. bei Urticaceen. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 47.

SUGIURA, T. 1928, Chromosome numbers in some higher plants I. Bot. Mag. Tokyo. Vol. 42, No. 503.

TÄCKHOLM, G. 1922, Zytologische Studien über die Gattung *Rosa*. Acta Horti Bergiani. Bd. 7: 3.

TAHARA, M. 1921, Cytologische Studien an einigen Kompositen. Journ. Coll. of Science Imp. Univ. Tokyo, Bd. 43: 7.

TISCHLER, G. 1918, Untersuchung. über den Riesenwuchs von *Phragmites communis* var. *Pseudodonax*. Ber. d. dtsch. bot. Ges., Bd. 36.

——, 1921/22, Allgemein. Pflanzenkaryolog. (im Handb. d. Pflanzenanatomie von K. LINSBAUER).

——, 1925, Die zytologisch. Verhältnisse bei pflanzlichen Bastarden. Bibliogr. Genet. I.

——, 1928, Über die Verwend. der Chromosomenzahlen f. phylogenet. Problem. bei den Angiospermen. Biol. Zentralblatt, Bd. 6.

TRAIL, J. W. H. 1896, Preliminary notes on floral deviations in some species of *Polygonum*. Report of the Brit. Ass.

TREUB, M. 1905, L'apogamie de l'*Elatostema acuminatum*. Ann. du Jardin botan. de Buitenzorg, 2 Sér. Tome 5.

TSCHIRCH, A. 1917, Handbuch der Pharmakognosie, II. Leipzig.

VERMOESEN, C. 1911, Contribut. à l'étude de l'ovule, du sac embryon etc. La Cellule, Bd. 27.

VELENOVSKY, 1910, Vergleichende Morphologie III.

WAHLENBERG, G. 1826, Flora suecica. Upsala.

WEINZIEHER, S. 1914, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte von *Xyris indica* L. Flora, Bd. 106.

v. Wettstein, F. 1925, Morpholog. und Physiolog. des Formenwechsels der Moose auf genet. Grundlage. Zeitschr. f. ind. Abst. und Vererb.-Lehre, Bd. 33.
Winge, Ø. 1917, Studier over Planterigets Chromosomtal og Chromosomernes Betydn. Diss. København.
Winkler, H. 1904, Über Parthenogenesis bei *Wikstroemia indica* (L.) C. A. Mey. Ber. d. dtsch. bot. Ges., Bd. 22.
——, 1916, Über die experiment. Erzeugung von Pflanzen mit abweichenden Chromosomenzahlen. Zeitschr. f. Bot. Bd. 8.
——, 1920, Verbreitung und Ursache der Parthenogenesis im Pflanzen- und Tierreiche. Jena.
Woodcock, E. F. 1914, Observat. on the developm. and germinat. of the seed in certain Polygonac. Amer. Journ. Bot. I.
Wydler, H. 1857, Morphologische Mittheilungen, Flora, Bd. 40.

Inhalt.

Seite

I. Einleitung 165
II. Embryologie 168
1. Die Entwicklung des Staubbeutels 169
a. Die normale Entwicklung 169
b. Degeneration 171
2. Entwicklung der Samenanlage 172
a. Das typische Makroarchespor der Pylogonaceen 173
b. Abweichende Ausbildung des Makroarchespors bei *Oxyria* . . . 176
c. Ein- oder mehrzelliges Archespor? 184
d. Die Entwicklung des adventiven Teiles des Archespors 186
e. Chromosomenzahlenverhältnisse 188
f. Die Entwicklung und endgültige Ausformung des ES 191
g. Die Entwicklung des Makroarchespors der »weiblichen« Blüten . 193
h. Die Entwicklung der übrigen Teile des Nuzellus 195
i. Die spätere Entwicklung des ES 198
k. Die Entwicklung der Samenanlage zum Samen 204
III. Ist die Mehrzelligkeit des Makroarchespors bei *Oxyria* ein primitives oder abgeleitetes Merkmal? 205
IV. Über die sekundäre Entwicklung des Makroarchespors 208
1. Terminologie 209
2. Die Ursachen der Apomeiosis 211
V. Die verwandtschaftlichen Beziehungen der Gattung *Oxyria* 229
1. Organographie 242
2. Anatomie 251
3. Chemie 256
4. Verbreitung und fossile Funde 260
5. Zusammenfassung 266
VI. Zur Frage der Stellung der Eriogonoideen den übrigen Polygonaceen gegenüber 274
VII. Zusammenfassung 282
VIII. Literaturverzeichnis 284

8. Zytologische Studien innerhalb der Gattung Eremurus.

Von

H. BURSTRÖM.

Mit 2 Figuren im Texte.

Material und Methode.

Das Material für vorliegende Untersuchung stammt aus dem Hortus Bergianus bei Stockholm, wo seit mehreren Jahren eine Anzahl von *Eremurus*-Arten gezüchtet worden sind. Folgende Arten wurden eingehender studiert: *E. robustus* RGL, *E. himalaicus* BAKER, *E. altaicus* (PALL.) STEV., *E. spectabilis* M. B. var. *marginatus* sowie die Hybride *E. himalaicus*×*robustus* (*E. »himrob»*).

Die Fixierungen wurden in Chromsäure-Essigsäure-Formalin nach Karpechenko ausgeführt, womit sehr gute Resultate erzielt wurden. Die Färbung mit Heidenhains Eisenhämatoxylin war nicht ganz so zufriedenstellend, da das Plasma die Tendenz aufwies, sich braun zu verfärben. Dies konnte dadurch vermieden werden, dass die Präparate vor der Färbung mit verdünnter (etwa 1 %) Kaliumpermanganat-Lösung gebleicht und dann mit etwa 3-prozentiger Oxalsäure abgespült wurden.

Als Untersuchungsobjekt dienten nur die allotypischen Teilungen in den Pollenmutterzellen. Somatische Teilungen konnten nicht erhalten werden, da die Wurzelspitzen in der Natur schwierig zu erreichen und die Samen sehr schwer zur Keimung zu bringen sind.

Die haploide Chromosomenzahl bei sämtlichen untersuchten *Eremurus*-Arten ist 7. Obwohl die Arten dieselbe Chromosomenzahl haben, kann man sie ohne Schwierigkeit an ihrer Chromosomengarnitur unterscheiden, teils weil die absolute Chromosomengrösse der Arten untereinander variiert, teils weil die Chromosomen bei jeder Art von verschiedener Länge sind.

Um diese Variationen näher zu studieren, habe ich in einer grossen Anzahl von Teilungsfiguren bei sämtlichen Arten und so viel als möglich bei mehreren Individuen derselben Art Messungen der Chromosomenlänge vorgenommen. Als geeignetstes Stadium für ein detailliertes Studium der Morphologie der Chromosomen erwies sich die Anaphase der homöotypischen Teilung. In der heterotypischen Teilung sind die Chromosomen verkürzt, dick und recht unregelmässig geformt. In der Anaphase der homöotypischen Teilung sind sie dagegen lang, fast gerade und parallel mit der Spindelachse ausgestreckt oder allenfalls

am vorderen Ende etwas umgebogen. Man kann also verhältnismässig häufig Teilungsfiguren finden, wo sämtliche Chromosomen mit ihrer Gesamterstreckung so gut wie exakt in der Horizontalebene orientiert sind oder nur ganz unbedeutend von ihr abweichen. Die Chromosomen wurden mit Abbes Projektionsapparat in 5500maliger Vergrösserung und unter Beobachtung grösst möglicher Genauigkeit gezeichnet. Die Länge wurde auf den Bildern direkt längs der Mittellinie des Chromosoms gemessen; eine Vergrösserung der Bilder war nicht erforderlich, da die Längen der Chromosomen in diesem Masstab zwischen 10 und 60 mm betrug, was einer wirklichen Grösse von 2—12 μ entsprach. Eine Fehlerquelle, die dabei nicht vermieden werden kann, ist die freilich unbedeutende Neigung der Chromosomen gegen die Horizontalebene. Der Fehler könnte zwar vermieden werden, wenn man die Messungen wie KAGAWA (5) perspektivisch ausführte; die geringe Verbesserung der Resultate, die man dadurch erhielte, würde jedoch zu der bedeutend zeitraubenderen Arbeit in keinem Verhältnis stehen.

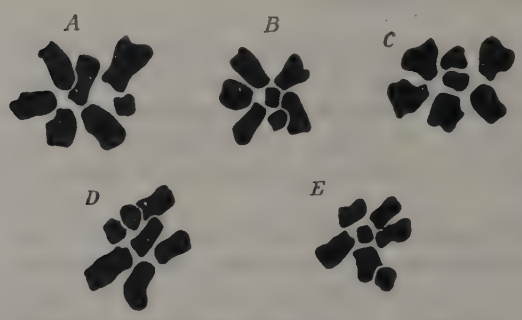


Fig. 1. Heterotypische Metaphasen aus PMZ.
A. *E. robustus*. B. *E. himalaicus*. C. *E. him.*×*rob.* D. *E. altaicus*. E. *E. spectabilis* var. *marginatus*. — Verg. × 1300.

Um einen so sicheren Wert als möglich für die Länge jedes Chromosoms zu erhalten, war es notwendig die Grössenvariation, die sich innerhalb der Art zwischen den Teilungsfiguren findet, wegzueliminieren. HEILBORN (3) hat bei seinen *Carex*-Untersuchungen auch eine solche Korrektion vorgenommen. Als Ausgangspunkt wählte er die Länge des längsten Chromosoms (= 100 Einheiten) und die übrigen stellte er in Beziehung zu diesem. Zweckmässiger erscheint es, die Werte umzurechnen, sodass die Summe der Chromosomenlängen für alle Teilungsfiguren innerhalb der Art dieselbe ist. Als Ausgangspunkt bei einer Korrektion nach diesem Prinzip wählte ich den Mittelwert der Chromosomensummen aller Teilungen. Dadurch wurde erreicht, dass auch die korrigierten Mittelwerte für einen direkten Vergleich zwischen den verschiedenen Arten verwendbar waren. Im folgenden werden die Chromosomenlängen mit diesen Werten, also in 5500maliger Vergrösserung und nicht auf die natürliche Grösse reduziert, angegeben.

Die Berechnung des mittleren Fehlers wurde nach der Formel

$$m = \pm \sqrt{\frac{\Sigma p D^2}{n(n-1)}}$$

(vergl. JOHANNSEN (4) S. 104) ausgeführt.

Die Grösse der Chromosomen bei den untersuchten *Eremurus*-Arten.

E. robustus. Der Mittelwert der Chromosomensummen von 30 gemessenen Teilungen betrug 279,9 mm. Die Chromosomen verteilten sich in vier deutliche Grössenklassen folgender Art:

Anzahl Chromosomen	Länge
1	51,7 ± 0,31
4	44,6 ± 0,27
1	35,3 ± 0,45
1	14,8 ± 0,25

Das kleinste Chromosom weicht stark von den übrigen sechs ab, welche zur selben Grössenordnung gehören. Die Unterschiede zwischen den drei Grössenklassen sind jedoch ganz unverkennbar — mehr als fünfzehnmal die mittleren Fehler, 7,1±0,41 bezw. 9,3±0,54. Auf Fig. 2 A können die verschiedenen Chromosomenklassen leicht identifiziert werden.

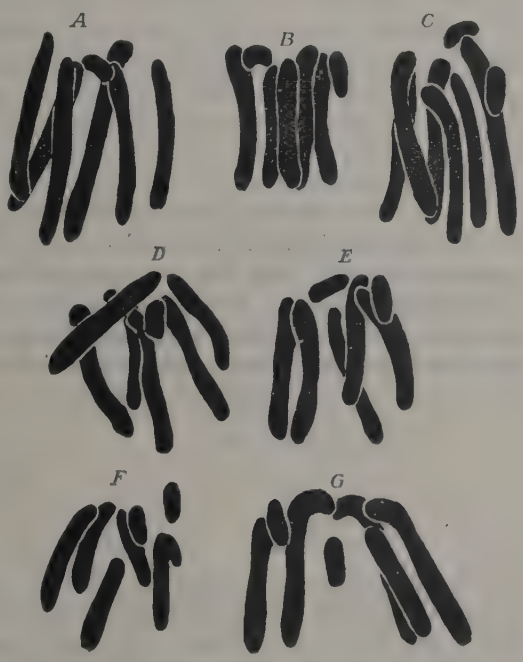


Fig. 2. Homöotypische Anafasen aus PMZ.
A. *Eremurus robustus*, B. und C. *E. himalaicus*, D. und E. *E. him.×rob.* F. *E. altaicus*. G. *E. spectabilis* var. *marginatus*. Vergr. × 3700.

E. himalaicus. Aus dieser Art stand nur Material von einem Individuum zur Verfügung, in welchem nur 9 deutliche Teilungsfiguren angetroffen wurden. 8 von diesen hatten normal 7 Chromosomen (Fig. 2 B). Obwohl die Anzahl untersuchter Platten nur sehr klein ist, zeigten sie eine so geringe Variation hinsichtlich der Chromosomenlängen, dass es sich rechtfertigen lässt, wenn die erhaltenen Werte hier mitgeteilt werden. Die durchschnittliche Chromosomensumme betrug 196 mm. Zwei Chromosomen waren viel kleiner als die übrigen, ebenso wie das kleinste bei *robustus*. Die übrigen fünf waren gleich gross.

Anzahl Chromosomen	Länge
5	34,7 ± 0,42
2	11,3 ± 0,39

Die neunte Platte hatte statt 7, 8 Chromosomen mit folgenden Längen (nicht korrigiert):

45, 37, 37, 37, 36, 31, 11, 11, demnach 6 lange und 2 kurze Chromosomen. Da die übrigen günstig orientierten Teilungen innerhalb des Pollenfaches normal

waren, ist die Zunahme wahrscheinlich auf Non-Disjunction in der Reduktionsteilung oder möglicherweise in einer der späteren somatischen Teilungen im Archespor zurückzuführen. Wie auch aus Fig. 2 C hervorgeht, übertrifft eines der grösseren Chromosomen die übrigen bedeutend an Länge — 45 mm gegen 31—37 mm. Von den 40 gemessenen längeren Chromosomen in den normalen Teilungen erreichte keines diese Länge. Ob dies ein Zufall ist, oder ob man diesem Unterschied besonderen Wert beilegen soll, ist schwer zu entscheiden; jedenfalls werde ich später darauf zurückkommen. (S. 298.)

E. spectabilis var. **marginatus.** (Fig 2 G.) Die aus 60 Teilungsfiguren erhaltene Mittelsumme ist 211,0 mm. Die Chromosomen verteilen sich in drei Grössenklassen:

Anzahl Chromosomen	Länge
3	39,4 ± 0,31
2	33,3 ± 0,19
2	13,5 ± 0,22

E. altaicus hat von allen untersuchten Arten die kleinsten Chromosomen, was deutlich aus Fig. 2 F hervorgeht. Aus 25 Teilungen wurde die Mittelsumme 153,4 mm erhalten. Auf Fig. 1 erscheinen die Gemini von *altaicus* grösser als die von *spectabilis* var. Dies ist jedoch nur scheinbar und beruht darauf, dass sie wegen ihrer unregelmässigen Ausdehnung nicht in ihrer wirklichen Grösse gezeichnet werden können. Es sind drei Grössenklassen vorhanden, 1 langes Chromosom, 4 mittellange und 2 kurze:

Anzahl Chromosomen	Länge
1	31,1 ± 0,32
4	25,7 ± 0,24
2	9,8 ± 0,27

In der bisherigen Darstellung habe ich bei sämtlichen Arten 2 oder mehrere Chromosomen zu gemeinsamen »Grössenklassen» vereinigt; dies darf nicht dahin gedeutet werden, dass ich diese Chromosomen für in irgendwelcher Weise morphologisch identisch halte. Rein prinzipiell betrachtet, hat man innerhalb der monoploiden Chromosomensätze [nach Langlets Definition (6)], welche die *Eremurus*-Arten besitzen, keinen Anlass zu erwarten, dass mehrere Chromosomen morphologisch gleichwertig seien, vielmehr hat man bei günstigem Material z. B. *Crepis* (ROSENBERG, 11, NAWASCHIN, 8), *Lolium* (FAWORSKI, 2), *Muscari, Ornithogalum, Bellevalia* (DELAUNAY, 1) deutliche Unterschiede zwischen allen oder den meisten Chromosomen nachweisen können. Wenn ich also die Chromosomen in Gruppen vereinigt habe, ist das nur deshalb geschehen, weil die Gössenunterschiede im Verhältnis zu den mittleren Fehlern zu klein waren, um von Interesse zu sein, und weil ich die Darstellung nicht mit zu grossem Ziffernmaterial belasten wollte.

E. himalaicus × robustus. Diese Hybride findet sich im Hortus Bergianus in zwei Exemplaren, von welchen nur bei einem Teilungsstadien in den Pollenmutterzellen erhalten wurden.

Die allotypischen Teilungen in den PMZ werden vollkommen normal ausgeführt. In der Metaphase der heterotypischen Teilung (Fig. 1 C) sind immer 7 Gemini vorhanden, 5 grössere und 2 kleinere. Es kann erwähnt werden, dass sie im allgemeinen eine unregelmässigere Form haben als die der Elternarten, die im grossen und ganzen mehr oder minder rechteckig sind. Die Anaphase verläuft normal ebenso wie die homöotypische Teilung. Unregelmässigkeiten, wie mangelnde Bindung und unregelmässige Verteilung der Chromosomen in der Reduktionsteilung konnten in keinem Falle wahrgenommen werden. Das Resultat sind wohl ausgebildete Pollentetraden. Die Keimfähigkeit des Pollens ist nicht erprobt worden. Die Hybride setzte sehr spärlich Frucht an, offenbar nach Rückkreuzung mit einer der Elternarten.

In der Anaphase der homöotypischen Teilung sind die Chromosomen für eine nähere Untersuchung zugänglich. Nur in 16 Teilungen waren sie genügend günstig orientiert, um gemessen werden zu können. Eine Durchmusterung ergab, dass die Teilungen zwei verschiedenen Typen angehören, teils *robustus*-artigen (Fig. 2 D) mit 5 langen, 1 mittellangen und 1 kleinen Chromosom, teils *himalaicus*-artigen (Fig. 2 E) mit 5 längeren und 2 kurzen Chromosomen. Die Korrektion der durch die Messungen erhaltenen Werte konnte sich natürlich nicht auf die summierten Chromosomenlängen stützen, da offensichtlich die relative Chromosomengrösse nicht in allen Teilungen dieselbe war. Eine Untersuchung der Werte ergab jedoch, dass kein Grössenunterschied zwischen den fünf längsten Chromosomen nachweisbar war. Die Mittelsumme dieser Chromosomen wurde also bei der Korrektion zum Ausgangspunkt genommen. Dabei wurden folgende Werte erhalten:

Anzahl Chromosomen	Länge
5 (sämtliche Teilungen)	$33{,}3 \pm 0{,}39$
1 (10 Teilungen)	$27{,}2 \pm 0{,}73$
1 (10 Teilungen) 2 (6 Teilungen)	$12{,}3 \pm 0{,}38$

Der somatische Chromosomensatz enthält also 10 Chromosomen mit einer Länge 33,3, 1 mit der Länge 27,2 und 3 mit der Länge 12,3. Bei der Reduktionsteilung konjugiert das mittelgrosse Chromosom mit einem der kleinsten.

Wie verhalten sich nun die Chromosomen der Hybride im Vergleich zu denen der Elternarten. Vergleicht man die Chromosomengarnituren von *himalaicus* und *robustus*, so findet man, dass die Chromosomen von *himalaicus* nur 2 Grössenklassen repräsentieren, gegenüber *robustus* mit 4. Sieht man von dem absoluten Grössenunterschied ab und betrachtet nur den relativen, so stimmen diese zwei Klassen mit der zweiten und vierten von *robustus* überein.

Relative Chromosomengrösse.

	A	B	C	D
E. robustus	34,8	30,0	23,8	10,0
E. himalaicus		30,0		9,8

Die drei Grössenklassen der Hybride stimmen mit den Klassen B, C und D überein.

	A	B	C	D
E. him.×rob.		30,0	24,5	11,1

Die Anzahl der Chromosomen innerhalb der verschiedenen Klassen verteilt sich folgendermassen:

	A	B	C	D
E. robustus x	1	4	1	1
E. himalaicus x		5		2
E. him.×rob. 2 x		10	1	3

Das A-Chromosom von *robustus* fehlt also bei der Hybride, und an seine Stelle ist ein Chromosom mit der Länge B getreten. Das C-Chromosom ist dagegen bei der Hybride vorhanden und konjugiert, wie gesagt, mit dem überzähligen D-Chromosom von *himalaicus*. Für das »Verschwinden» des A-Chromosoms kann man sich zwei Erklärungen denken:

1) Die relative Chromosomengrösse variiert von Individuum zu Individuum gleicher Art und die untersuchte Hybride stammt von einem *robustus*-Individuum mit der Chromosomengarnitur 5 B 1 C 1 D ab.

2) Das A-Chromosom hat bei seiner Überführung in fremdes Plasma oder durch den Kontakt mit artfremden Chromosomen (*himalaicus*) tatsächlich seine Länge verändert.

Beide Möglichkeiten sind gleich wahrscheinlich. NAWASCHIN (9) hat bei *Crepis tectorum* nachgewiesen, dass mehr als ein Prozent von allen untersuchten Individuen bezüglich der Konstitution des Chromosomensatzes von der Normalen abwichen, entweder hinsichtlich der Anzahl Chromosomen oder ihrer Morphologie, und doch hat er nur mehr hervortretende Veränderungen der Chromosomen beachtet wie z. B. Satelliten oder grössere Längenänderungen. Er hat auch bei Bastardierung von *Crepis*-Arten gefunden, dass gewisse Chromosomen in einer bestimmten Weise die Gestalt verändern. Welche Möglichkeit bei *E. him.* ×*rob.* vorliegt, ist unmöglich zu entscheiden. In diesem Zusammenhang muss auch auf die oben erwähnte 8-chromosomige Teilungsfigur bei *E. himalaicus* hingewiesen werden. Wenn das überschüssige sechste A-Chromosom faktisch länger ist als die übrigen und der Unterschied also nicht nur auf eine zufällige Variation zurückzuführen ist, so müsste auch hier ein Chromosom seine Länge verändert haben, freilich nicht bei Bastardierung aber doch in einem Falle, wo das normale Gleichgewicht im Genom durch das Einführen eines Extrachromosoms gestört worden ist. Das überzählige Chromosom macht bei seiner abweichenden Grösse am ehesten den Eindruck eine »Novation» im Sinne NAWASCHINS, und doch kann seine Entstehung durch Non-Disjunction kaum bezweifelt werden. Ein Individuum, das von einem solchen 8-chromosomigen Pollen und einer normalen Eizelle abstammt, würde demnach wie NAWASCHINS »Novatio»-Individuum ausser dem normalen Chromosomensatz ein Chromosom mit von den übrigen abweichendem Aussehen besitzen. Könnte man sich nicht denken, dass NAWASCHINS Novationen in dieser Weise entstanden sind?

Wenn demnach das Verhältnis zwischen den relativen Chromosomengrössen bei *E. him.×rob.* und seinen Elternpflanzen mit dem Material, das mir

zur Verfügung stand, nicht befriedigend klargelegt werden konnte, so erweisen sich die Verhältnisse bezüglich der absoluten Chromosomengrösse günstiger.

Die wirklichen Chromosomengrössen sind:

Grössenklasse	A	B	C	D
E. robustus	51,7 ± 0,31	44,6 ± 0,27	35,3 ± 0,45	14,8 ± 0,25
E. himalaicus		34,7 ± 0,42		11,3 ± 0,39
E. him.×rob.		33,3 ± 0,39	27,2 ± 0,73	12,3 ± 0,38

In den Grössenklassen B und D, den einzigen, die allen drei Typen gemeinsam sind, stimmen die Chromosomen der Hybride in ihrer Länge mit denen von *himalaicus* überein. Die Unterschiede fallen innerhalb der Grenzen für die mittleren Fehler. Die Klassen B und D bei der Hybride sind auch sehr homogen, und keine Anzeichen deuten darauf hin, dass sie aus verschieden langen Elementen zusammengesetzt sind mit derartigen Längenunterschieden, wie sie die entsprechenden Chromosomen der Elternarten aufweisen. Dies deutet darauf hin, dass die *absolute* Chromosomengrösse eine mendelnde Eigenschaft ist und dass *himalaicus* hinsichtlich der Grösse über *robustus* dominiert. Mendelnde Vererbung der Chromosomengrösse ist schon früher bei *Matthiola* (LESLEY und FROST, 7) und *Trifolium* (WEXELSEN, 14) gefunden worden.

Es muss jedoch ausdrücklich betont werden, dass dies bei *E. him.×rob.* nur für die absolute Chromosomengrösse gilt und dass die relative von dieser unabhängig ist, was wenigstens aus den homologen Chromosomen *robustus* C und *himalaicus* D hervorgeht, die in der Hybride ihren *relativen* Grössenunterschied beibehalten. Bei der phylogenetischen Entwicklung der Chromosomen der *Eremurus*-Arten haben demnach zwei von einander unabhängige Prozesse stattgefunden: 1. Eine kontinuierliche Vergrösserung oder Verkleinerung des ganzen Genoms. 2. Eine individuelle Vergrösserung oder Verkürzung der einzelnen Chromosomen.

Vergleich zwischen den Verhältnissen der Chromosomen bei *Eremurus* und einigen anderen Gattungen.

Die drei Chromosomenklassen bei *E. spectabilis* var. und *altaicus* stimmen hinsichtlich ihrer Beziehungen zueinander vollständig mit den oben erwähnten Klassen B, C und D bei *robustus* und *himalaicus* überein und zwar folgendermassen:

Relative Chromosomenlänge.

	A	B	C	D
E. robustus	34,8	30,0	23,8	10,0
E. himalaicus		30,0		9,8
E. spectabilis var.		30,0	24,6	10,3
E. altaicus		30,0	24,8	9,5

Die Verteilung der Chromosomen innerhalb der vier Klassen ist folgende:

Anzahl Chromosomen.

	A	B	C	D
E. robustus	1	4	1	1
E. himalaicus	—	5	—	2
E. spectabilis var.	—	3	2	2
E. altaicus	—	1	4	2

Die Chromosomenverhältnisse innerhalb der Gattung *Eremurus* erinnern stark an die, welche DELAUNAY (1) bei anderen Liliaceen-Gattungen gefunden hat. Auch bei *Eremurus* können die Arten in einer Serie mit abnehmender Chromosomenlänge geordnet werden. Durch Vergleich der Chromosomen bei Arten, deren relatives phylogenetisches Alter im Verhältnis zueinander durch morphologische Merkmale als festgestellt betrachtet werden kann, ist DELAUNAY imstande zu rekonstruieren, wie jedes einzelne Chromosom während der phylogenetischen Entwicklung seine Länge verändert hat. Er ist dabei indes der Meinung, dass die Längenänderung der Chromosomen nur darin besteht, dass einzelne Chromosomen unabhängig von den anderen entweder durch »Historiation» eine langwierige, sukzessive, oder durch »Unikation» eine momentane Änderung der Chromosomenlänge erleiden. Würde man eine solche Betrachtungsweise auf *Eremurus himalaicus* und *robustus* zur Anwendung bringen (vergl. die Zusammenstellung S. 299), so käme man zu dem Resultat, dass sämtliche Chromosomen bei *himalaicus* durch Verkürzung von *robustus*, oder umgekehrt, dass die Chromosomen von *robustus* durch Verlängerung von *himalaicus* zustande gekommen sind. Die Chromosomenverhältnisse der Hybride zeigen indessen deutlich, dass ein solcher *historischer* Prozess nur innerhalb eines oder zweier Chromosomenpaare stattgefunden hat. Da die Grössenänderung des ganzen Chromosomensatzes dem Anscheine nach durch mendelnde Faktoren bedingt ist, kann sie demnach schwierig in irgendeinen direkten Zusammenhang mit der phylogenetischen Entwicklung gebracht werden. Ähnlich gestaltet sich ein Vergleich zwischen *himalaicus* und *spectabilis*. Dem Schema S. 300 zufolge hat *spectabilis* 2 C Chromosomen statt der 2 B Chromosomen bei *himalaicus*, also einen stärker reduzierter Chromosomensatz; schliesst man hingegen aus den absoluten Chromosomengrössen (S. 295 u. 296), so sind die B- und D-Chromosomen von *himalaicus* kleiner als die von *spectabilis*, und auch die summierten Chromosomenlängen sind bei *himalaicus* kleiner. Von diesem Standpunkt aus gesehen, hat also *himalaicus* einen mehr reduzierten Chromosomensatz als *spectabilis*; wie es sich hiermit in Wirklichkeit verhält, darüber können nur Kreuzungen Aufschluss geben; es ist beispielsweise nicht a priori gesagt, dass die B- und D-Chromosomen mit einander ebenso übereinstimmen wie bei *himalaicus* und *robustus*. Da DELAUNAY keine Hybriden zwischen seinen Arten studiert hat (wenn sich solche überhaupt hervorbringen lassen), kann man nicht entscheiden, inwiefern die beiden oben erwähnten möglichen Modi der Chromosomenlängenänderung zur Ausbildung des Chromosomenkomplexes der Arten beigetragen haben. Auffallend ist jedoch, was auch

DELAUNAY betont, dass zwischen den Chromosomen von *Ornithogalum Narbonenses* und *O. tenuiflorum* ungefähr dieselbe Proportionalität besteht. Wenn der ganze Unterschied hier durch eine mutative Grössenänderung des ganzen Chromosomensatzes entstanden ist, liegt kein Anlass vor anzunehmen, dass diese notwendigerweise auch Veränderungen der morphologischen Merkmale mit sich geführt habe.

Da bisher in mehreren Fällen gezeigt worden ist, wie die Chromosomengrösse bis zu einem gewissen Grad ebenso wie andere morphologische Merkmale eine mendelnde Eigenschaft sein kann, ist es überhaupt schwierig ohne genetische Experimente einen bestimmten Zusammenhang zwischen Chromosomengrösse und anderen Eigenschaften zu erhalten (was jedoch z. B. FAWORSKI bei *Lolium*-Arten durchgeführt hat); eine Ausnahme bilden indessen solche Eigenschaften wie Kerngrösse, Zellengrösse u. s. w., welche direkt durch eine Vermehrung der Chromatinmenge verursacht sein können.

Das Studium der karyotypisch verschiedenen *Eremurus*-Arten führt hinüber zu der Frage über die Möglichkeit, bei verschiedenen Arten homologe Chromosomen zu identifizieren, was bei Beurteilung der phylogenetischen Stellung der Arten oder Formen zueinander von Bedeutung ist. Die Identifizierung stützt sich auf den Nachweis von leicht wiederzuerkennenden individuellen Eigentümlichkeiten bei den Chromosomen. NAWASCHIN (8, 9, 10) und TAYLOR (12, 13 siehe Literatur dort), die sich vor allem derartigen Untersuchungen gewidmet haben, bedienen sich dabei ausschliesslich der Form als des einzig sicheren, ausschlaggebenden Faktors, also Satelliten, Einschnürungen, typische Krümmungen der Chromosomen u. dergl. Geringe Grössenunterschiede zwischen den Chromosomen werden hingegen von NAWASCHIN (10) als sehr unbeständige und variable Merkmale angesehen, denen man keinen grösseren Wert beimessen kann. Dies ist bis zu einem gewissen Grad wahr; wenn indessen die Variationsbreite der Dimensionen gehörig berücksichtigt wird, sind diese ebenso konstante und für vergleichende Studien wertvolle Eigenschaften wie die spezifischen Eigentümlichkeiten der Form. Erst kürzlich haben FAWORSKIS *Lolium*-Studien die Verwendbarkeit von Chromosomenmessungen für vergleichende karyologische Untersuchungen erwiesen.

Dass indessen weder die Form noch die Grösse eines Chromosoms unveränderlich ist, hat NAWASCHIN experimentell deutlich bewiesen. Gleichviel ob eine Änderung der Form notwendigerweise von einer Änderung des physiologischen Wertes begleitet sein muss, was NAWASCHIN für unumstösslich hält, oder nicht, jedenfalls geht aus seiner Arbeit hervor, wie unmöglich es ist, aus einer ausschliesslich morphologischen Untersuchung auf die Homologieverhältnisse der Chromosomen zu schliessen. Die homologen C- und D-Chromosomen bei *Eremurus him.×rob.* stehen in einem Längenverhältnis von etwa 2 : 1 zueinander. Dieselben Chromosomen in den Genomen der Elternarten verhalten sich wie 3 : 1. Der morphologische Unterschied zwischen ihnen ist demnach sehr ansehnlich. Die physiologische Gleichwertigkeit geht jedoch daraus hervor, dass sie bei der Reduktionsteilung konjugieren und dass die Affinität zwischen ihnen keinerlei Zeichen aufweist herabgesetzt zu sein. Das einzig sichere Kennzeichen für die Identität zweier Chromosomen ist also die Affinität zwischen ihnen, wenn sie in einer heterotypischen Teilung zusammentreffen.

Nur mit Hilfe von genetischen Studien können demnach in jedem einzelnen Falle die Homologieverhältnisse zwischen den Chromosomen verschiedener Arten klargelegt werden und hierdurch das damit zusammenhängende Problem über die Richtlinien, nach denen sich die Chromosomen und der ganze Chromosomenkomplex bei der phylogenetischen Entwicklung verändert haben; ausschliesslich vergleichende karyologische Untersuchungen können stark irreführen.

Meinem Lehrer Herrn Professor Dr. O. ROSENBERG will ich für das meiner Arbeit erwiesene Interesse meinen herzlichen Dank sagen. Herrn Professor Bergianus Dr. ROBERT E. FRIES bin ich für sein Entgegenkommen, mir das Versuchsmaterial zur Verfügung zu stellen, Dank schuldig.

Literaturverzeichnis.

1. DELAUNAY, L. N., Phylogenetische Chromosomenverkürzung. — Zeitschr. f. Zellf. u. mikr. Anat. B. 4. 1926.
2. FAWORSKI, N., Vergleichende karyologische Untersuchung einiger Arten von *Lolium*. — Planta. B. 3. 1927.
3. HEILBORN, O., Chromosome number and dimensions, speciesformation and phylogeny in the genus *Carex*. — Hereditas. B. 5. 1924.
4. JOHANNSEN, W., Elemente der exakten Erblichkeitslehre. 3. Aufl. 1926.
5. KAGAWA, F., Cytological studies on *Triticum* and *Aegilops*. — La cellule XXXVII. 1926.
6. LANGLET, O., Beiträge zur Zytologie der Ranunculazeen. — Sv. Bot. Tidskr. B. 21. 1927.
7. LESLEY, M. M. and FROST, H., Mendelian inheritance of chromosome shape in *Matthiola*. — Genetics, vol. 12. 1927.
8. NAWASCHIN, M., Morphologische Kernstudien der *Crepis*-Arten in Bezug auf die Artbildung. — Zeitschr. f. Zellf. u. mikr. Anat. B. 2. 1925.
9. ——, Variabilität des Zellkerns bei *Crepis*-Arten in Bezug auf die Artbildung. — Ebenda. B. 4. 1926.
10. ——, Über die Veränderung von Zahl und Form der Chromosomen infolge der Hybridisation. — Ebenda. B. 6. 1928.
11. ROSENBERG, O., Chromosomenzahlen und Chromosomendimensionen in der Gattung *Crepis*. — Ark. f. Bot., B. 15, No. 11, 1918.
12. TAYLOR. R., Chromosome constrictions as distinguishing characteristics in plants. — Am. Journ. of Bot. Vol. XII. 1925.
13. ——, Chromosome morphology in *Fritillaria*, *Alstroemeria*, *Silphium*, and other genera. — Ebenda. Vol. XIII. 1926.
14. WEXELSEN, H., Chromosome numbers and morphology in *Trifolium*. — Univ. of Calif. Publ. in Agr. Sciences. Vol. 2. 1928.